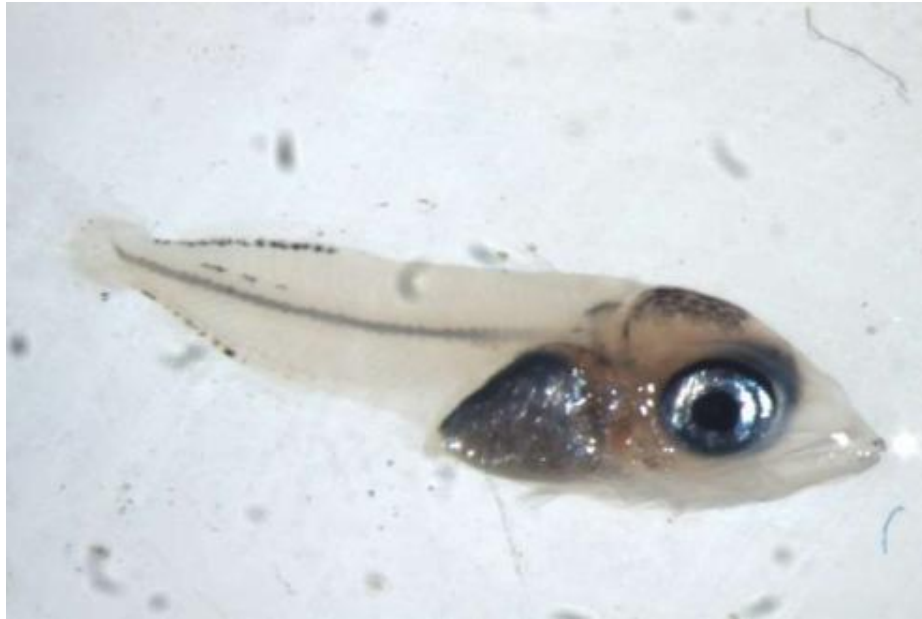




**FACULTAD DE CIENCIAS DEL MAR Y AMBIENTALES**

**DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA**



**VARIABILIDAD DEL CRECIMIENTO LARVARIO ENTRE ATÚN ROJO Y MELVA  
EN LA COSTA LEVANTINA ESPAÑOLA (SO MEDITERRÁNEO):  
IMPLICACIONES DE LA SEGREGACIÓN DE SUS NICHOS TRÓFICOS**

**ALBERTO PASTOR MOYA**

Puerto Real, a 20 de Septiembre de 2021

TRABAJO FIN DE MÁSTER (PERFIL INVESTIGADOR)

MÁSTER UNIVERSITARIO EN ACUICULTURA Y PESCA

VARIABILIDAD DEL CRECIMIENTO LARVARIO ENTRE ATÚN ROJO Y MELVA EN LA  
COSTA LEVANTINA ESPAÑOLA (SO MEDITERRÁNEO): IMPLICACIONES DE LA  
SEGREGACIÓN DE SUS NICHOS TRÓFICOS.

Memoria presentada por Alberto Pastor Moya para la obtención del  
Título de Máster Universitario en Acuicultura y Pesca  
(Perfil Investigador)



Fdo.: Alberto Pastor Moya

Puerto Real a 20 de septiembre de 2021

TRABAJO FIN DE MÁSTER (PERFIL INVESTIGADOR)  
MÁSTER UNIVERSITARIO EN ACUICULTURA Y PESCA

José María Quintanilla Hervás, Instituto Español de Oceanografía y José Luis Varela Fuentes, Profesor Ayudante Doctor, como Tutores del Trabajo Fin de Máster titulado:

“Variabilidad del crecimiento larvario entre atún rojo y melva en la costa levantina española (SO Mediterráneo): implicaciones de la segregación de sus nichos tróficos”, realizada por Alberto Pastor Moya”,

INFORMAN: que el trabajo presentado en la presente memoria se ha llevado a cabo bajo nuestra tutorización en las dependencias del Departamento de Biología de la Facultad de Ciencias del Mar y Ambientales.

Y para que así conste firmamos el presente informe en



Fdo.: José María Quintanilla Hervás



Fdo.: José Luis Varela Fuentes

TRABAJO FIN DE MÁSTER (PERFIL INVESTIGADOR)  
MÁSTER UNIVERSITARIO EN ACUICULTURA Y PESCA

## AGRADECIMIENTOS

En primer lugar, quería agradecer a José María Quintanilla y a José Luis Varela por dadme la oportunidad de realizar mi Trabajo Fin de Máster con ellos. Sin olvidarme de Raúl Laiz, quien ha sido otro tutor para mí en todo este proceso, que desde el primer momento ha estado ayudándome en todo lo necesario.

Gracias Quintanilla por todo el trabajo estadístico que me has enseñado, toda la información que me has aportado. Gracias Varela, por haberme dejado ayudaros en el laboratorio durante este año, gracias por las tardes a “a pico y pala” dándome consejos de cómo mejorar. Gracias Raúl por hacerme sentir uno más desde el primer día que estuve de prácticas con vosotros, esos recuerdos, esas vivencias han sido enriquecedoras.

Agradecer al Instituto Español de Oceanografía, que durante dos veranos me hicieron formar parte de su equipo como uno más, quienes me han permitido trabajar con las muestras que trabajé, gracias Paco, Amaya, Alberto, Quintanilla y Raúl.

Agradecer al Departamento de Biología de la UCA. Gracias Antonio, que a pesar de no haber sido mi tutor he aprendido mucho de la vida académica durante este curso. Gracias Ana por haberme ayudado tanto, por enseñarme pequeños trucos y consejos a la hora de trabajar con las muestras, y por hacerme sentir uno más. Gracias Ester, que desde el primer día hasta el último ha sido como una madre para mí en el laboratorio, preocupándose y enseñándome por partes iguales, estoy eternamente agradecido, sin tu ayuda no podría haber aguantado tantas horas de pie.

A mis padres y a mi hermana, quienes con tanto esfuerzo, trabajo y constancia me han ayudado durante este año tan duro en mi vida, gracias. Y, por último, pero no menos importante a mi Vikinga, quien ha sido mi escudera durante todo este año, ayudándome en los momentos de flaqueza, gracias.

La presente Tesis Final de Máster se ha desarrollado en el marco del proyecto ECOLATUN CTM2015-68473-R (MINECO/FEDER) financiado por el Ministerio de Economía y Competitividad al Instituto Español de Oceanografía.



## ÍNDICE GENERAL

RESUMEN.....	1
ABSTRACT.....	2
1. INTRODUCCIÓN .....	3
1.1. Taxonomía y características morfológicas .....	4
1.2. Distribución y hábitat .....	6
1.3. Ecología larvaria.....	9
1.4. Crecimiento larvario .....	11
1.5. Métodos de estimación de edad .....	12
1.6. Isótopos estables de carbono y nitrógeno: relaciones tróficas .....	13
2. HIPÓTESIS y OBJETIVOS .....	15
3. MATERIAL Y MÉTODOS.....	16
3.1. Campaña oceanográfica y área de muestro.....	16
3.2. Muestreo de variables abióticas y bióticas .....	17
3.3. Conservación de muestras .....	19
3.4. Procesamiento de otolitos .....	20
3.5. Análisis del crecimiento.....	20
3.6. Ecología trófica .....	22
3.7. Análisis de datos .....	23
4. RESULTADOS.....	25
4.1. Variables ambientales .....	25
4.2. Características de las larvas.....	26
4.3. Crecimiento larvario .....	27

4.4.	Comparativa de nichos Isotópicos y posiciones tróficas .....	29
5.	DISCUSIÓN .....	33
6.	CONCLUSIONES.....	39
7.	REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	40
8.	ANEXO.....	50

## ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Morfología externa de <i>Thunnus thynnus</i> (Linnaeus, 1758).....	5
Figura 2. Morfología externa de <i>Auxis rochei</i> (Risso, 1810) .....	5
Figura 3. Mapa que incluye las principales rutas migratorias, distribución geográfica, principales zonas de desove y la delimitación de los dos stocks existentes de atún rojo según las unidades de gestión del ICCAT. ....	8
Figura 4. Distribución conocida actualmente: Atlántico, Índico y Pacífico (occidental): incluido el mar Mediterráneo. La población del Pacífico oriental se reconoce como subespecie <i>Auxis rochei eudorax</i> . ....	8
Figura 5. Desarrollo larvario de <i>Thunnus thynnus</i> (A) larva lecitotrófica, (B) larva lecitotrófica más desarrollada, (C) larva preflexión, (D) larva en flexión temprana, (E) larva postflexión, (F) larva postflexión avanzada y (G) juvenil.....	10
Figura 6. Fotografía de larva de atún rojo, <i>Thunnus thynnus</i> en la etapa preflexión (A) y otra larva en su etapa postflexión (B). ....	10
Figura 7. Fotografía de larva de melva, <i>Auxis rochei</i> , en la etapa post-flexión (A), y fotografía de larva de melva, <i>Auxis rochei</i> , en la etapa de postflexión. ....	11
Figura 8. Desarrollo larvario de <i>Auxis rochei</i> (A) etapa de alimentación temprana, (B) larva flexión temprana (C) larva flexión tardía.....	11
Figura 9. Vista dorsal del aparato vestibular de un teleósteo típico. Parte superior de la cabeza cortada con la posición de cada otolito. ....	13



Figura 10. Buque Oceanográfico “Cornide de Saavedra” ..	16
Figura 11. Mapa de las estaciones de muestreo realizadas en la campaña MEDIAS 2011. .....	16
Figura 12. Fotografías de las larvas con cámara QImaging MicroPublisher 3.3RTV acoplada a la lupa .....	19
Figura 13. Otolito correspondiente larva de <i>Auxis rochei</i> . ....	21
Figura 14. Histogramas donde se clasifican los individuos de ABFT (A) y BT (B) por clase de talla. ....	26
Figura 15. Relación talla-peso de las especies ABFT ( $y = 0,0203e^{0,5143x}$ ) y BT ( $y = 0,0342e^{0,4527x}$ ). ....	27
Figura 16. Patrón de crecimiento en talla (Log SL) para las especies consideradas (ABFT y BT) incluyendo la ecuación, capacidad explicativa ( $r^2$ ) y grado de significación (p) de los ajustes.....	27
Figura 17. Patrón de crecimiento en peso para las especies consideradas (ABFT y BT) incluyendo la ecuación, capacidad explicativa ( $r^2$ ) y grado de significación (p) de los ajustes.....	28
Figura 18. Potencial de crecimiento de las larvas. Relación entre la edad de las dos especies estudiadas con el log (Radio) de sus otolitos. Incluyendo la ecuación, capacidad explicativa ( $r^2$ ) y grado de significación (p) de los ajustes.....	28

Figura 19. (A) Bi-plots de las dos especies estudiadas. (B) Comparación de las estimaciones por SIBER de áreas de los nichos tróficos larvarios (SEAc)..	29
Figura 20. Diagrama de cajas y bigotes que muestra la comparativa de TP de ambas especies.....	29
Figura 21. (A) Bi-plots comparativo de los nichos isotópicos estimados para los grupos ABFT DEF, ABFT OPT, BT DEF y BT OPT. (B) Comparación de las estimaciones por SIBER de áreas de los nichos tróficos larvarios (SEAc)	30
Figura 22. Diagrama de cajas y bigotes que muestra la comparativa de OPT/DEF con TP de cada grupo. ....	30
Figura 23. (A) Bi-plots comparativo de los grupos estudiados (ABFT, ABFT+BT, BT y BT+ABFT). (B) Comparación de las estimaciones por SIBER de áreas de los nichos tróficos larvarios (SEAc) .....	31
Figura 24. Diagrama de cajas y bigotes de la posición trófica de cada uno de los grupos. ....	32
Figura 25. Valores medios $\pm$ SE de talla de cada grupo.....	32

## RESUMEN

Este estudio tiene como objetivo analizar el efecto de la interacción trófica entre la melva (BT), *Auxis rochei* (Risso, 1810) y el atún rojo del Atlántico (ABFT), *Thunnus thynnus* (Linnaeus, 1758) sobre el crecimiento larvario. ABFT es una especie migratoria de gran tamaño y depredadora oceánica superior que entre los meses de junio y agosto cruza el Estrecho de Gibraltar desde zonas de alimentación en el Atlántico hasta alcanzar su principal área de reproducción en el archipiélago Balear. BT presenta una amplia distribución mundial, siendo el más abundante de los pequeños túnidos frente a las costas mediterráneas española. Durante la campaña oceanográfica MEDIAS 2011, llevada a cabo en la costa del levante español (suroeste del Mediterráneo), se muestrearon un total de 193 larvas, de las cuales 107 eran de ABFT y 86 de ellas eran de BT, en un total de 23 estaciones. En el presente TFM examinamos la influencia del comportamiento de alimentación en el crecimiento larvario considerando variables ambientales, variables somáticas, biometría de otolitos, análisis de isótopos estables y trofodinámicos.

Las variables ambientales no mostraron diferencias entre estaciones de muestreo entre ambas especies, por lo que se planteó la hipótesis de que el crecimiento estuviera influenciado principalmente por el comportamiento trófico. Nuestros datos se compararon primero entre especies y, a continuación, considerando cuando la BT estaba sola o coexistía con ABFT en la misma estación. En todos los casos, BT mostró mayor crecimiento en talla y peso, mayor posición trófica (TP) y mayor ancho de nicho isotópico que ABFT, lo que sugiere que BT muestra una mayor plasticidad trófica. No se detectó superposición isotópica entre sus nichos, lo que indica que se produce una segregación trófica entre BT y ABFT. Esta segregación de nichos tróficos puede influir en el crecimiento diario.

**Palabras clave:** Larvas, Crecimiento, Isótopos estables, Atún, Mar Mediterráneo.

## ABSTRACT

This study aims to analyse the effect of the trophic interaction between bullet tuna (BT), *Auxis rochei* (Risso, 1810) and Atlantic bluefin tuna (ABFT), *Thunnus thynnus* (Linnaeus, 1758) on larval growth. ABFT is a large migratory species and a top oceanic predator that crosses the Strait of Gibraltar from feeding areas in the Atlantic between June and August until reaching its main breeding area in the Balearic archipelago. BT has a wide worldwide distribution, being the most abundant of the small tunas off the Spanish Mediterranean coast. During the MEDIAS 2011 oceanographic campaign, carried out on the coast of eastern Spain (southwestern Mediterranean), a total of 193 larvae were sampled, of which 107 were ABFT and 86 of them were BT, in a total of 23 seasons. In this TFM we examined the influence of feeding behaviour on larval growth considering environmental variables, somatic variables, otolith biometry, stable isotope analysis and trophodynamic.

The environmental variables did not show differences between sampling stations in both species, so it was hypothesized that growth was mainly influenced by trophic behaviour. Our data were compared between species and next considering when BT was alone or co-occurring with ABFT in the same station. In all cases, BT showed greater growth in size and weight, higher trophic position (TP) and wider isotopic niche width than ABFT, which suggests that BT shows a larger trophic plasticity. No isotopic overlap was detected indicating that trophic segregation occurs between BT and ABFT. This trophic niche segregation may influence on daily growth.

**Key words:** Larvae, growth, Stable isotopes, Tuna, Mediterranean Sea.

## 1. INTRODUCCIÓN

La pesca del atún rojo (ABFT), *Thunnus thynnus* (Linnaeus, 1758) en el Mediterráneo se remonta alrededor de 7000 años antes de Cristo (Desse y Desse-Berset, 1994; Doumenge, 1998). Dicha especie presenta un elevado interés comercial (Macías *et al.*, 2012) y continúa siendo explotado desde la antigüedad. Se tienen registros de que los fenicios fueron los pioneros en el uso de redes fijas y redes de cerco de playa (hace 4000 años), posteriormente los romanos mejoraron estas técnicas de pesca e iniciaron la explotación de las poblaciones del atún rojo (Uriarte, 2018) y no fue hasta 1982 cuando el atún rojo se consideró sobreexplotado (Block *et al.*, 2001). El descenso de la población condujo a la aprobación de un plan de recuperación en 2006, coincidiendo con el año en el que la biomasa reproductora fue la más baja registrada desde que se tienen registros de la especie (aproximadamente el 40% de la biomasa estimada a finales de 1950) (ICCAT, 2008; Mackenzie *et al.*, 2009). Se recomendó continuar con el plan de recuperación de la especie hasta mejorar su biomasa total (ICCAT, 2016).

La melva (BT), *Auxis rochei* (Risso, 1810), es una de las especies de pequeños túnidos más abundantes del Mediterráneo, junto con el bonito del Atlántico, *Sarda sarda* (Sabatés y Recanses, 2001; García *et al.*, 2017). Es una especie valorada comercialmente que, en España, ha sido principalmente explotada por pesquerías artesanales estacionales (Sabatés y Recasens, 2001). Presenta hábitos de vida gregarios, lo que ha facilitado ser capturados por diferentes artes de pesca tales como línea de mano, trampas y/o cercos (Muñoz *et al.*, 2016).

Teniendo en consideración todo el ciclo vital de los túnidos, la fase larvaria representa el periodo en el que las especies sufren las mayores tasas de mortalidad, lo que tiene efectos drásticos sobre el reclutamiento (Houde, 1987) ya que menos del 0.1% del total de larvas llegan a completar su desarrollo hasta el estado juvenil (Houde, 1989). La supervivencia larvaria está íntimamente asociada con el potencial de crecimiento (Post y Prankevicius, 1987; West y Larkin 1987; Hovenkamp, 1992; Rilling y Houde 1999; Wilson y Meekan, 2002) por lo que el estudio de los patrones de crecimiento durante los primeros estadios de las especies representa un componente esencial de las ciencias pesqueras (Gerard y Malca, 2011).

La aplicación de los análisis de isótopos estables, especialmente los de nitrógeno y carbono, ha experimentado un importante aumento durante los últimos años en los estudios de la biología trófica de distintas especies al permitir evaluar la estructura dinámica de las comunidades ecológicas (Peterson y Fry 1987; Kling *et al.*, 1992; France 1995; Vander Zanden *et al.*, 1999; Post *et al.*, 2000). Tradicionalmente, los estudios enfocados sobre la biología trófica de ABFT y BT se han basado en análisis de contenido estomacales. Este método aporta información detallada, pero puntual, sobre las presas ingeridas en las últimas horas antes de la captura (Sorell, 2017). En las últimas décadas, los datos obtenidos de los contenidos estomacales se han complementado con análisis de isótopos estables (SIA), que proporciona la información de todas las presas asimiladas en los tejidos del depredador a mayor escala temporal. (Peterson y Fry 1987; Abend y Smith 1997; Logan *et al.*, 2006)

### **1.1. Taxonomía y características morfológicas**

#### **1.1.1. *Thunnus thynnus* (ABFT)**

El atún rojo pertenece al género *Thunnus*, familia Scombridae, suborden Scombridae, orden Perciformes, clase Actinopterygii. En un principio se conocían dos subespecies de *Thunnus thynnus*, el del Atlántico *T. thynnus thynnus* y el del Pacífico *T. thynnus orientalis* (Gibbs y Collette, 1967; Cort, 1990). Collette *et al.*, (2001) elevaron a la categoría de especie las dos subespecies de atún rojo anteriormente conocidas (*T. thynnus* y *T. orientalis*). Díaz-Arce *et al.*, (2016) propusieron la primera filogenia de todo el genoma de túnidos. El género *Thynnus* comprende 8 especies: *T. alalunga*, *T. albaraces*, *T. atlanticus*, *T. maccoyii*, *T. obesus*, *T. orientalis*, *T. thynnus* y *T. tonggol*.

Morfológicamente, ABFT presenta un cuerpo alargado y fusiforme (Fig. 1), pudiendo alcanzar los 3,3 metros de longitud (Cort, 2013) y con un peso que puede superar los 725 kg (Cort y Abaunza, 2019). Pueden llegar a alcanzar velocidades medias de 5,9 km/h y picos de velocidades máxima entre los 13 y 31 km/h (Lutcavage *et al.*, 2000; Wilson *et al.*, 2005). A pesar de ser principalmente pelágicos, se ha demostrado que los adultos del atún rojo descienden hasta profundidades de entre 500 y 1000 metros (Lutcavage *et al.*, 2000).



**Figura 1.** Morfología externa de *Thunnus thynnus* (Linnaeus, 1758). Fuente: Karen Talbot Art.

Estudios realizados a partir de depósitos de radiocarbono han demostrado que puede llegar a tener un ciclo de vida de 35 años, considerándose una especie longeva (Collette *et al.*, 2002; Neilson y Campana, 2008). Estudios reproductivos, mediante técnicas histológicas realizados en el mar Mediterráneo, muestran que los primeros individuos maduros se encuentran a los 3 años de edad y que el 50% de los individuos son maduros a los 4 años, aunque la fracción relativa de los individuos de esta edad no ha sido realmente contabilizada en su totalidad (Corriero *et al.*, 2020). Es una especie ovípara como todas las especies de túnidos (Schaefer, 2001). Posee un desarrollo de oocitos asíncrono, y es un desovador modal múltiple, con una frecuencia de desove que se estima en 1-2 días en el Mediterráneo (Medina *et al.*, 2002).

#### 1.1.2. *Auxis rochei* (BT)

La melva pertenece al género *Auxis*, familia Scombridae, suborden Acanthopterygii, orden Perciformes, clase Actinopterygii. Es una especie de túnido epipelágico de pequeño tamaño que puede alcanzar hasta los 50 cm (Fig. 2), alcanzando la madurez sexual a los 35 cm las hembras y a los 36,5 cm los machos, que se corresponde aproximadamente a los dos años de vida (Rodríguez-Roda, 1983).



**Figura 2.** Morfología externa de *Auxis rochei* (Risso, 1810). Fuente: Manual de ICCAT (Comisión Internacional para la Conservación del Atún Atlántico) por A. López, 'Tokio'.

Realiza desoves múltiples, y pasa por diversas etapas de desove según la temporada reproductiva (Niiya, 2001; Macías *et al.*, 2005). Su puesta está determinada por los factores geográficos, los cuales presentan mayor relevancia que los factores ambientales (Reglero *et al.*, 2012). La temporada de desove varía dependiendo del régimen hidrográfico, de manera que en muchas partes del Mediterráneo y en el Estrecho de Gibraltar, la presencia de individuos maduros es común a partir de mayo en adelante, y más del 30% ha desovado antes de septiembre. El período de desove en el Mediterráneo se produce desde junio hasta septiembre (Ehrenbaum, 1924; Piccinetti *et al.*, 1996; Alemany, 1997; Macías *et al.*, 2005) y el rango de fecundidad está entre 31.000 y 103.000 huevos por puesta (Morote *et al.*, 2008).

Es una especie explotada comercialmente, la cual es capturada por embarcaciones artesanales a partir de líneas de mano, trampas y cercos. Es una especie explotada comercialmente por las pesquerías (Sabatés y Recasens, 2001), que es capturada artesanalmente a partir de líneas de mano, trampas y cercos (Uchida, 1981). Además, representa un papel fundamental dentro de los ecosistemas en la transferencia de energía de la cadena trófica, al actuar como depredador y como presa (Bakun y Broad, 2003).

## **1.2. Distribución y hábitat**

### **1.2.1. *Thunnus thynnus* (ABFT)**

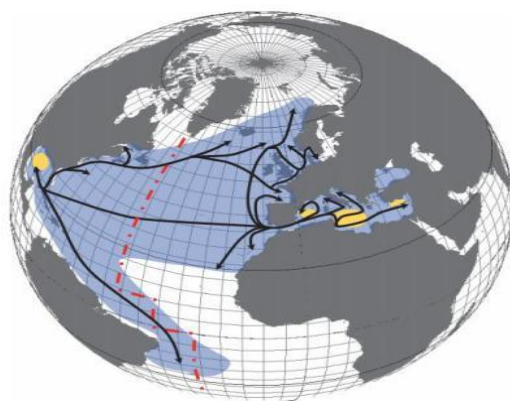
El área de distribución de ABFT abarca todo el ecosistema pelágico del Atlántico norte, incluyendo el mar Mediterráneo y la costa noroeste de Sudamérica (Fig. 3). Posee la distribución geográfica más amplia entre todos los túnidos, y es el único gran pez pelágico que vive de forma permanente en aguas templadas del Atlántico (Bard *et al.*, 1998; Fromentin y Fonteneau, 2001). Diversos autores han demostrado por marcas-archivo y telemetría por ultrasonidos que tanto juveniles como los adultos de atún rojo realizan actividades a lo largo de la columna de agua, descendiendo con frecuencia a profundidades de 500 a 1000 metros (Brill *et al.*, 2001; Lutcavage *et al.*, 2000). Aunque se trata de una especie de aguas abiertas, estacionalmente puede acercarse a la costa, tolerando una amplia gama de temperaturas (Collette y Nauen, 1983). Los esquemas



migratorios estacionales dependen de la edad y el tamaño de los peces, estando relacionados fundamentalmente con la búsqueda del alimento y la reproducción (Cort, 2007).

Actualmente el ABFT se gestiona como dos stocks, estando el límite meridional de las dos regiones en el meridiano 45°W, separándose así dos áreas de desove pertenecientes a cada stock. En la zona oriental se distribuye desde Noruega hasta las Islas Canarias, pudiendo extenderse hasta el sur de África e introduciéndose en el Mediterráneo (Lee, 1998; Fromentin, 2010). En el sector occidental se distribuye desde la Península de Labrador y Terranova hasta el Golfo de México y el Mar del Caribe y frente a las costas de Brasil. Ambos stocks presentan tasas de mezcla transatlánticas que son mayores de las que se habían sospechado (Block *et al.*, 2005; Rooker *et al.*, 2007). Por tanto, el ABFT podría considerarse como una metapoblación, es decir, un conjunto de poblaciones que ocupan distintos hábitats, cada una exhibiendo sus propias características de migración y comportamiento, pero a su vez influenciadas unas por otras (Fromentin *et al.*, 2005).

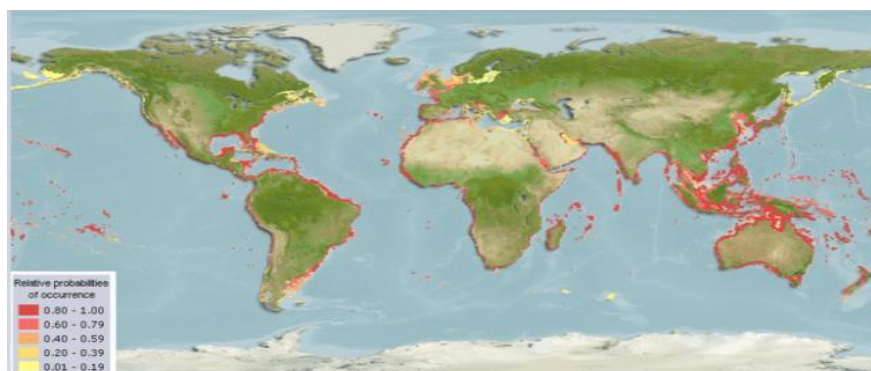
Los ejemplares del stock del Atlántico migran desde el Atlántico norte hasta el mar Mediterráneo y desovan desde finales de mayo a principios de julio (Fig. 3), con un gran pico en junio (Medina *et al.*, 2002; Corriero *et al.*, 2003, Fromentin *et al.*, 2005). En el Atlántico occidental la puesta se produce en el Golfo de México y sur de Florida, dándose desde mediados de abril a mediados de junio (Block *et al.*, 2001). Estas dos zonas presentan unas características hidrográficas de temperatura, profundidad, salinidad y concentraciones de clorofilas necesarias para maximizar la supervivencia tanto de la puesta como de las larvas y juveniles de atunes (Fromentin *et al.*, 2005; Muhling *et al.*, 2010; NOAA 2011).



**Figura 3.** Mapa que incluye las principales rutas migratorias (flechas negras), la distribución geográfica (azul), las principales zonas de desove (amarillo) y la delimitación de los dos stocks existentes de atún rojo según las unidades de gestión del ICCAT (líneas rojas). *Fuente: Manual de la ICCAT del Atún Rojo del Atlántico, 2006*

#### 1.2.2. *Auxis rochei* (BT)

BT presenta una amplia distribución (Fig. 4) y habita las aguas cálidas de los océanos de todo el mundo (Collette, 1986). En aguas españolas se encuentra en el Estrecho de Gibraltar y por la costa Mediterránea (Postel, 1973), presentando una alta abundancia en Cataluña e Islas Baleares (Torres *et al.*, 2011). En aguas del Mediterráneo presenta un mayor rango de temperatura, encontrándose entre 18,5°C hasta 28,5°C, pero con preferencia por las aguas en torno a 23,5°C (Pérez-Torres *et al.*, 2009). La información sobre los esquemas de migración es escasa y fragmentada (Rey y Cort, 1981).



**Figura 4.** Distribución conocida actualmente: Atlántico, Índico y Pacífico (occidental): incluido el mar Mediterráneo. La población del Pacífico oriental se reconoce como subespecie *Auxis rochei eudorax*. *Fuente: www.aquamaps.org, versión 10/2019.*

### 1.3. Ecología larvaria

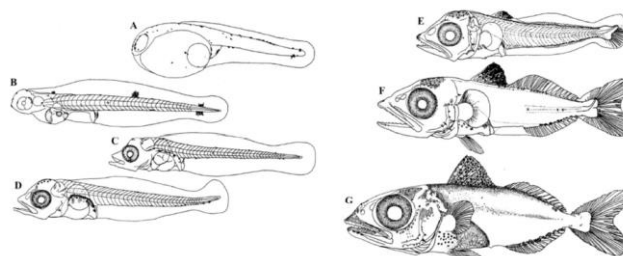
La fase larvaria está comprendida entre el momento de la eclosión y el inicio de la metamorfosis al estado juvenil (Blaxter, 1969). Las larvas de los escómbridos tienen una de las mayores tasas de crecimiento de los peces marinos (Hunter, 1981) y al mismo tiempo la inanición es la principal causa de mortalidad durante esta fase de la mayoría de los peces, sobre todo en larvas de BT y ABFT (Margulies *et al.*, 1993). Tanto las larvas de ABFT como las larvas de BT tienen como presas principales nauplios de copépodos y/o copepoditos durante las primeras semanas de vida (Morote *et al.*, 2008), que serán reemplazados por presas de mayor movilidad y mayor aporte nutricional conforme van desarrollando la visión, la boca y la capacidad natatoria (Yúfera *et al.*, 2014), ambas presentan patrones de alimentación diurno (Catalán *et al.*, 2011) incrementando su alimentación desde el amanecer hasta las últimas horas del atardecer (Morote *et al.*, 2010).

Atendiendo a la flexión de la notocorda, las larvas pasan por varias fases de desarrollo, siendo la duración de estas dependientes principalmente de la temperatura. La primera fase de preflexión incluye las larvas lecitotróficas, que presentan un saco vitelino que le proporcionará la energía para sobrevivir durante los primeros días de vida. En el momento que el saco vitelino ha sido consumido, la larva debe empezar a capturar las presas para poder alimentarse y sobrevivir. Es una etapa crucial ya que hay muchos factores que intervienen, tales como la disponibilidad de alimento, tamaño de la presa, competencia y depredación (Uriarte, 2018). Al crecer las larvas, la notocorda empieza a flexionarse hacia arriba, la aleta caudal se encuentra más desarrollada y tienen mayor movilidad (Miyashita *et al.*, 2001). A continuación, entran en la fase de postflexión, presentando una aleta caudal totalmente desarrollada y una mayor amplitud de su boca que le permitirá capturar presas de mayor tamaño.

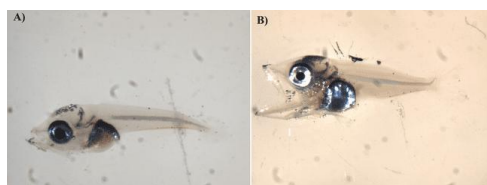
#### 1.3.1. *Thunnus thynnus* (ABFT)

Las larvas de ABFT (Fig. 5) irán consumiendo las reservas del saco vitelino hasta terminar con ellas a los dos días aproximadamente, produciéndose entonces la abertura de la boca y el ano (Yúfera *et al.*, 2014). La flexión de la notocorda (Fig. 6) ocurre cuando las larvas alcanzan una longitud entre los 5,5-6,5 (Uriarte *et al.*, 2016a). El crecimiento

es rápido, y un par de semanas después finaliza la flexión de la notocorda y la aleta caudal está bien formada, estando preparado para comenzar su etapa piscívora (Ortega, 2016).



**Figura 5.** Desarrollo larvario de *Thunnus thynnus* (A) larva lecitotrófica, (B) larva lecitotrófica más desarrollada, (C) larva preflexión, (D) larva en flexión temprana, (E) larva postflexión, (F) larva postflexión avanzada y (G) juvenil. Fuente: Reproducido de Miyashita et al., 2001.



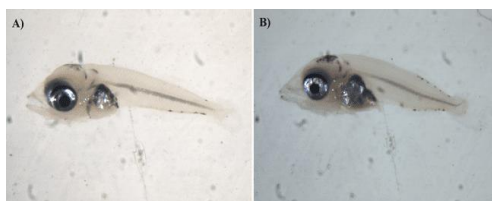
**Figura 6.** Fotografía de larva de atún rojo, *Thunnus thynnus* en la etapa preflexión (A) y otra larva en su etapa postflexión (B).

Debido a la compleja relación entre los procesos de alimentación, el crecimiento diario, la supervivencia larvaria y los procesos de reclutamiento, los estudios de ecología trófica larvaria del ABFT se han incrementado en los últimos años (Llopiz et al., 2010; Catalán et al., 2011; Reglero et al., 2014; Llopiz et al., 2015a; 2015b; Tilley et al., 2016; Laiz-Carrión et al., 2015; Uriarte et al., 2016a; 2016b; García et al., 2017; Laiz-Carrión et al., 2019; Shiroza et al., 2021)

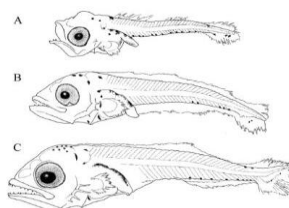
### 1.3.2. *Auxis rochei* (BT)

Las larvas de BT (Fig. 7) eclosionan con una talla entre 2-2,5 mm (Rodríguez et al., 2017), presentando una alta voracidad desde el primer momento (Morote et al., 2008). De manera general presentan mayores presas en sus estómagos que el resto de peces teleósteos (Sassa y Kawaguchi, 2004) y otras especies de túnidos (Margulies et

*al.*,1993). Esta voracidad se relaciona con su morfología larvaria (Fig. 8), un intestino grande con forma de bucle, una boca y ojos grandes (Morote *et al.*, 2008).



**Figura 7.** Fotografía de larva de melva, *Auxis rochei*, en la etapa post-flexión (A), y fotografía de larva de melva, *Auxis rochei*, en la etapa de postflexión.



**Figura 8.** Desarrollo larvario de *Auxis rochei* (A) etapa de alimentación temprana, (B) larva flexión temprana (C) larva flexión tardía. Fuente: Morote *et al.*, 2008.

#### 1.4. Crecimiento larvario

Los estudios de crecimiento larvario son esenciales para conocer las características propias de la especie y de sus poblaciones tales como su esperanza de vida, madurez sexual, tasas de crecimiento y mortalidad, entre otros factores (Pontual *et al.*, 2002). Los efectos de las tasas de crecimiento y el tamaño corporal sobre la mortalidad de larvas y juveniles de peces se han resumido en la hipótesis de “growth-mortality” postulada por Anderson (1988), quien sugirió que los individuos más grandes y/o con crecimiento más rápido en una cohorte tienen una mayor probabilidad de supervivencia. Esta hipótesis ha sido apoyada por diferentes estudios y autores (Hovenkamp, 1992 ; Campana, 1996 ; Meekan y Fortier, 1996 ; Sirois y Dodson, 2000 ; Searcy y Sponaugle, 2001 ; Wilson y Meekan, 2002 ; Takasuka *et al.*, 2003). Según la hipótesis, en primer lugar, supone que la mortalidad depende negativamente del tamaño, es decir, las larvas con tasas de crecimiento más rápidas serán más grandes que aquellas con tasas de crecimiento más lentas a la misma edad, generando una ventaja de supervivencia para las larvas de crecimiento rápido (Miller *et al.*, 1988). En segundo lugar, la hipótesis postulada por Anderson (1988) supone que una mayor tasa

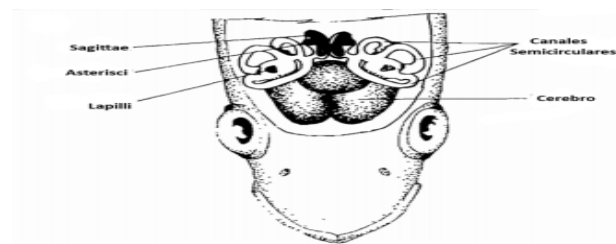
de crecimiento acorta la etapa larvaria, de modo que las larvas de crecimiento más rápido completan su etapa larvaria en un periodo de tiempo menor en comparación con las larvas de crecimiento más lento, disminuyendo su exposición a eventos de mortalidad y sobreviviendo de una manera selectiva.

### **1.5. Métodos de estimación de edad**

La estimación de la edad de los peces representa un área de estudio de gran importancia, cada año, se estima la edad de aproximadamente de más de un millón de peces (Campana y Thorrold, 2001). El método más empleado para la estimación de edad es la observación de un patrón de anillos que aparecen en distintas estructuras duras o calcificadas de los peces tales como los otolitos (Campana y Neilson, 1985). Estos patrones que presentan son originados por cambios metabólicos que producen alteraciones en la proporción de materia orgánica e inorgánica depositada en estructuras calcificadas. Las fluctuaciones periódicas de estos procesos se reflejan en la formación de anillos en dichas piezas duras (Wright *et al.*, 2002) y el recuento de estos anillos en muchas especies permite determinar su edad.

Una de estas estructuras más utilizadas en ecología por sus numerosas características y por su gran dependencia por los factores ambientales (Morales-Nin *et al.*, 1987) son los otolitos. Son concreciones de carbonato cálcico ( $\text{CaCO}_3$ ), además de nitrógeno, sodio, potasio, nitrógeno, estroncio, cloro o fósforo ( $> 100$  ppm) y elementos trazas ( $< 100$  ppm) como aluminio, magnesio o zinc (Campana y Jones, 1998). Están divididos en tres pares de estructuras (*sagittae*, *lapilli* y *asterisci*) (Fig. 9) situadas en los canales semicirculares del oído interno de los peces teleósteos (Thorrold y Hare, 2002) con una doble función auditiva y de orientación espacial (Campana, 1999). Los otolitos *sagittae* son los más grandes y los que mayor variabilidad morfológica presentan, siendo los más utilizados en los estudios de crecimiento (Campana y Neilson, 1985). Entre las piezas calcificadas de los peces, los otolitos presentan las estructuras más fiables para la estimación de la edad mediante el análisis de su microestructura (Campana y Neilson, 1985; Stevenson y Campana, 1992; Secor *et al.*, 1995; Campana 1999) al cumplir ciertas características:

- Se forman desde la eclosión y su crecimiento es continuo al largo de la vida del pez. El incremento de formación diario es debido a los procesos endógenos circadianos (Campana y Jones, 1992) por diferencias en el ciclo de deposición de la matriz proteica e inclusiones cristalinas (Victor, 1991).
- No existen procesos de reabsorción durante el desarrollo del pez (Thorrold y Hare, 2002), lo que facilita un registro durante todas las fases del desarrollo de los peces. Esto se debe a que son acelulares y metabólicamente inertes, lo que significa que cualquier elemento o compuesto depositado sobre su superficie durante el desarrollo es retenido desde el momento de su nacimiento hasta el de su muerte (Campana y Neilson, 1985).
- Son las únicas piezas duras que presentan estructuras diarias durante la fase larvaria (Campana y Jones, 1992).



**Figura 9.** Vista dorsal del aparato vestibular colocado en un teleosteo típico. Parte superior de la cabeza cortada con la posición de cada otolito. *Fuente: Retocado de Secor, 1992.*

### 1.6. Isótopos estables de carbono y nitrógeno: relaciones tróficas

El análisis de la dieta de las larvas de peces se realiza de manera tradicional con un examen visual del contenido estomacal (Morote *et al.*, 2010). Este método presenta varias limitaciones: la identificación de las presas semi-digeridas, que dependiendo del momento de la captura puede presentar un momento concreto de alimentación del día (Quintanilla *et al.*, 2015). A partir de estas limitaciones se han empezado a realizar estudios que amplíen los conocimientos de la dieta larvarias desde otra perspectiva. El análisis de isótopos estables (*Stable Isotopes Analysis*, SIA por sus siglas en inglés) ha abierto nuevas líneas de trabajo y estudio en la trofodinámica de los primeros estadios larvarios de varias especies (Laiz-Carrión *et al.*, 2011; 2013; 2015; Quintanilla *et al.*, 2015; 2020), siendo un método que aporta información de las presas consumidas a una escala de tiempo mayor (Logan *et al.*, 2006).

Los isótopos son formas de un elemento que difieren en el número de neutrones en el núcleo, pero sin que haya diferencia en el número de protones y electrones. Estos neutrones extras presentes en el núcleo otorgan una diferencia al elemento. Los isótopos estables son isótopos seguros, no son peligrosos para la salud humana, son bastante abundantes y están presentes en cada uno de los integrantes del planeta (Fry, 2006). La composición isotópica de una muestra se expresa en la mayoría de los casos en notación delta ( $\delta$ ) y en tanto por mil (‰) (Grey, 2007) se obtiene comparándola con unos valores estándar aplicando la Ecuación 1:

$$\delta^H X = \left( \frac{R_{\text{MUESTRA}}}{R_{\text{ESTÁNDAR}}} - 1 \right) * 1000$$

**Ecuación 1.** Ecuación empleada para conocer la composición isotópica de la muestra.

Donde X es el isótopo pesado del elemento que estamos estudiando, el superíndice H indica la masa del isótopo pesado del elemento,  $R_{\text{MUESTRA}}$  y  $R_{\text{ESTÁNDAR}}$  son los cocientes entre el isótopo pesado o raro y ligero o abundante de la muestra y el patrón de referencia, respectivamente (Peterson y Fry, 1987; Fry, 2006; Logan *et al.*, 2008).

En el presente Trabajo Fin de Máster para el análisis de las muestras obtenidas, se utilizó el isótopo del carbono ( $\delta^{13}\text{C}$ ,  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ) y del nitrógeno ( $\delta^{15}\text{N}$ ,  $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ ). El isótopo estable del carbono se utiliza para trazar las fuentes de energía en las redes alimenticias, esto es posible porque sus isótopos aumentan ligeramente entre la dieta y el consumidor, en torno a un 0-1 ‰ (Logan *et al.*, 2008). Esto nos permite señalar que, si existen grandes variaciones en los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  entre dos individuos, presentan diferentes fuentes de alimentación o que sus redes tróficas están centradas en productores primarios distintos. Por otra parte, los valores del isótopo estable del nitrógeno de un consumidor (o la que se encuentra en sus tejidos) son mayores que las de su dieta. (DeNiro y Epstein, 1981; Minagawa y Wada, 1984; Owens, 1987; Smit, 2001). Esta diferencia se denomina enriquecimiento isotópico y se utiliza para estimar la posición trófica de los organismos (Hobson y Welch, 1992; Vander *et al.*, 2000; Post, 2002; Fry y Quinones, 1994).



## 2. HIPÓTESIS Y OBJETIVOS

La supervivencia larvaria está íntimamente asociada con el potencial de crecimiento como queda reflejado en la hipótesis de “growth-mortality” postulada por Anderson (1988), que está basada en tres conceptos interrelacionados durante el desarrollo larvario: “bigger is better”, growth rate” y “stage duration”. La **hipótesis** de partida de este estudio se basa en verificar la plasticidad del crecimiento larvario entre el atún rojo y la melva modulado por sus interacciones tróficas, y será relevante para dilucidar la competencia y/o reparto de los recursos de alimento disponibles, aportando información sobre el crecimiento y la supervivencia de estas especies en sus estadios tempranos de vida en la costa levantina española.

El **objetivo general** de la presente Tesis Final de Máster es analizar la variabilidad del crecimiento larvario entre el atún rojo (*Thunnus thynnus*) y la melva (*Auxis rochei*) en la costa levantina española, a través del análisis de la microestructura de sus otolitos, en relación con su ecología trófica empleando el análisis de isótopos estables de nitrógeno y carbono. En base al objetivo general, se plantearon los siguientes **objetivos específicos**:

- Analizar y comparar el crecimiento larvario entre ambas especies.
- Evaluación de la influencia de los factores ambientales.
- Estimar y comparar el Nicho Trófico larvario para ambas especies.
- Estimar y comparar la Posición Trófica larvaria para ambas especies.

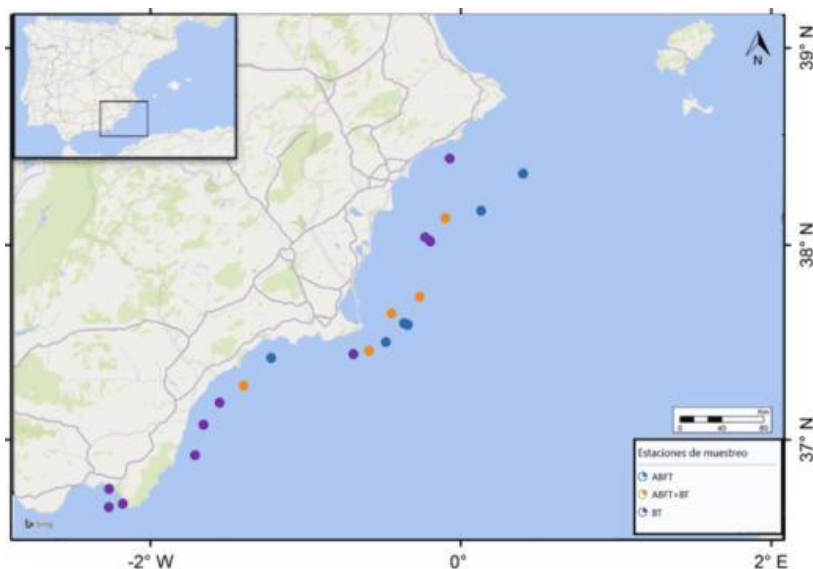
### 3. MATERIAL Y MÉTODOS

#### 3.1. Campaña oceanográfica y área de muestro

Las muestras analizadas para este trabajo fueron recogidas en el marco de la campaña oceanográfica que tuvo lugar entre el 22 de junio y el 21 de julio de 2011, “MEDIAS 2011” (**MED**iterranean**Acoustic**Surveys) a bordo del buque oceanográfico “Cornide de Saavedra” (Fig. 10), de 67 metros de eslora, perteneciente al Instituto Español de Oceanografía. Los muestreos se obtuvieron en la costa mediterránea, entre el Cabo de la Nao, (Jávea), y Cabo de Gata (Almería), agrupándose en con un total de 23 estaciones (Fig. 11). En 7 estaciones se han recogido larvas de ABFT, en 6 de las estaciones se recogieron larvas de ambas especies, y en 10 se recogieron larvas de BT.



**Figura 10.** Buque Oceanográfico “Cornide de Saavedra” en Cartagena. (Fuente: Marine Traffic)  
Autor de la foto: JMCC.



**Figura 11.** Mapa de las estaciones de muestreo realizadas en la campaña MEDIAS 2011. Se representa en azul las estaciones donde se muestreo larvas de atún rojo, ABFT (*Thunnus thynnus*), en naranjas las estaciones donde se muestrearon atún rojo junto con melva (*Auxis rochei*) (ABFT + BT) y en morado las estaciones donde solo se muestreo larvas de melva (BT). (Fuente: Mapa creado por el autor de la Tesis a partir de Excel Maps 3D.)

### **3.2. Muestreo de variables abióticas y bióticas**

En cada una de las estaciones de muestreo llevadas a cabo en la campaña oceanográfica se realizaron 3 operaciones de manera sistemática (un perfil hidrográfico de CTD, una pesca oblicua de mesozooplankton con redes Bongo 60 y una pesca vertical con redes Calvet para muestreo de microzooplankton) y, excepcionalmente, 1 de manera adaptativa (una pesca oblicua con redes Bongo 90). Todas las muestras obtenidas de mesozooplankton y microzooplankton, así como las larvas de ABFT y BT triadas a bordo del buque oceanográfico Cornide de Saavedra fueron procesadas en los laboratorios del Centro Oceanográfico de Málaga en Fuengirola.

La investigación no involucró especies protegidas o en peligro de extinción. No se requirió un permiso especial para el muestreo de campo en las ubicaciones de las áreas de estudio costa afuera. Las larvas de peces incluidas en las muestras de plancton mueren tras la recuperación de la red. No se requiere una aprobación específica para esta actividad científica de vertebrados, ya que el muestreo de ictioplancton implicó la recolección de larvas de peces muertos.

#### **3.2.1. Temperatura y salinidad**

La primera operación que se realizó en cada una de las estaciones fue la obtención de un perfil hidrográfico siguiendo la metodología estándar. Se utilizó la sonda de CTD desde la superficie hasta las diferentes profundidades de cada estación, que llegaron desde los 5 metros del fondo hasta un máximo de 650 metros de profundidad. Los datos obtenidos por la sonda eran directamente descargados en el ordenador de a bordo, donde se realizó una copia de seguridad de todas las estaciones de muestreo.

#### **3.2.2. Larvas**

Una vez el CTD se encuentra a bordo, se aumenta la velocidad hasta los 2 nudos, empujando el barco ligeramente a sotavento del viento dominante. Cuando el barco estaba con una velocidad constante y estabilizado se realizaron arrastres oblicuos utilizando redes Bongo 60 equipadas con mallas de 200 y 333  $\mu\text{m}$ . Las pescas se realizaron entre la superficie y 100 metros de profundidad, y en las estaciones de

muestreo que estaban más cerca de costa se realizaron a 5 metros del fondo. Para calcular el volumen de agua filtrado se colocaron flujómetros General Oceanics 2030 en el centro de la boca de la red.

Las muestras de mesozooplankton ( $>200\ \mu\text{m}$ ) se dividieron en dos réplicas idénticas utilizando un separador de muestras de plancton Folsom. La primera réplica se concentraba de nuevo y se colocaba en placas Petri previamente etiquetadas, y eran conservadas en un congelador ( $-40^{\circ}\text{C}$ ). La segunda réplica se fijó en formaldehído al 2% en agua de mar para futuros estudios de la estructura de las comunidades de mesozooplankton que se encontraron.

Además, en las estaciones de muestreo que eran positivas en la presencia de larvas, se llevaron a cabo arrastres oblicuos superficiales con una red de Bongo 90. Equipada con una red negra de  $1000\ \mu\text{m}$  con la finalidad de obtener un rango mayor de talla de las larvas y un mayor número de estas. Para la obtención de las muestras que presentaban un mayor tamaño era necesario aumentar la velocidad del barco a 3 nudos. Una vez que las redes se subían a bordo, se lavaron los copos y se vaciaron en una bandeja de vidrio donde se clasificaron las larvas. Posteriormente las larvas ya clasificadas se introducían en viales criogénicos y se almacenaron en nitrógeno líquido como describen García *et al.*, (2007). Los contenedores de nitrógeno líquido fueron enviados al puerto de Fuengirola donde se trabajó con las muestras.

### 3.2.3. Microzooplankton

Para obtener las muestras de microzooplankton se realizaron pescas verticales con una Red Calvet con mallas de  $55\ \mu\text{m}$ . Con el barco parado se realizaron los muestreos entre la superficie y 100 metros de profundidad o en el caso de que no fuera posible debido a batimetría de la zona se muestreaba hasta los 5 metros del fondo. Una vez que se subían los copos a bordo, se replicaba del mismo modo que con el mesozooplankton, en este caso una réplica se conservó en formaldehído al 2% en agua de mar para estudios de la estructura de la comunidad planctónica, y la segunda réplica se filtraba por una malla de  $200\ \mu\text{m}$  (eliminando así la fracción superior). El sobrante de la muestra era concentrado con una malla de  $55\ \mu\text{m}$  y eran depositados en viales que

fueron congelados (-80°C) para su estudio en el laboratorio del Centro Oceanográfico de Málaga.

### 3.3. Conservación de muestras

#### 3.3.1. Larvas

Se recogieron un total de 193 larvas, de las cuales 107 eran de ABFT y 86 de ellas eran de BT. Todas fueron conservadas en crioviales a -80°C en agua de mar. En el laboratorio, se separaron de manera individual en tubos Eppendorf de 1,5 ml y se conservaron en el congelador a -80°C. Tras la descongelación, todas las larvas fueron fotografiadas individualmente, mediante una cámara QImaging MicroPublisher 3.3RTV acoplada a la lupa del laboratorio de “Ictioplancton: crecimiento y condición larvaria” (Fig. 12). La caracterización biométrica de cada individuo se realizó a través del programa de análisis de imagen ImageJ.



**Figura 12.** Fotografías de las larvas con cámara QImaging MicroPublisher 3.3RTV acoplada a la lupa. (Fuente: *Ecolatun*).

Tras tomar las fotografías, las larvas se introdujeron en viales para ser liofilizadas, durante un mínimo de 24 horas. A continuación, se procedió a la extracción de otolitos, y la parte restante de la larva fue introducida de nuevo al liofilizador. Posteriormente, las larvas fueron introducidas en cápsulas de estaño (muestras de un peso entre 0,2-2 mg). Las muestras encapsuladas fueron enviadas a la Unidad de Análisis instrumental de los Servicios de Apoyo a la Investigación (SAI) de la Universidad Da Coruña para el análisis de carbono, nitrógeno y  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$ .

#### 3.3.2. Fracción microzooplantónica

Las muestras de microzooplancton fueron separadas en dos réplicas en el mismo barco, una de ellas se conservó en formaldehído al 2%, y la otra fue filtrada a través de

una malla de 200  $\mu\text{m}$ , para poder eliminar la fracción de plancton superior. El restante se filtró de nuevo por una malla de 55  $\mu\text{m}$ , se conservó en viales a  $-80^{\circ}\text{C}$ . Los datos de carbono, nitrógeno y  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  se obtuvieron a través de un protocolo similar al utilizado con las larvas. Las muestras se enviaron a la Unidad de Análisis instrumental de los Servicios de Apoyo a la Investigación (SAI) de la Universidad Da Coruña para el análisis de carbono, nitrógeno y  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$ .

### **3.4. Procesamiento de otolitos**

Tras descongelar las larvas de manera individual, fueron colocadas en un portaobjetos y rehidratadas con agua destilada. Con unas agujas finas y con la ayuda de una lupa binocular se extrajeron los otolitos. En el momento de la extracción de los otolitos, se limpiaron con agua destilada para eliminar todo resto orgánico y se fijaron en el portaobjetos utilizando laca de uñas transparente. Cada portaobjeto fue etiquetado con el nombre de la Campaña + N° de larva para tener un registro completo.

### **3.5. Análisis del crecimiento**

#### **3.5.1. Digitalización de otolitos y lectura de otolitos**

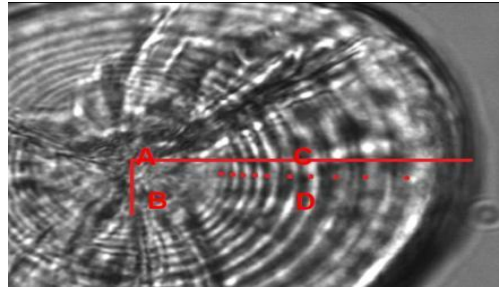
Para el análisis de crecimiento de los otolitos se utilizó el microscopio Leica CTR6 LED con el objetivo x100 con aceite de inmersión, y una videocámara conectada a un ordenador. Con las fotografías de cada otolito se crearon “stacks”, que contienen la información de cada fotografía con una distancia de 1  $\mu\text{m}$  en eje Z. Para estandarizar todas las fotografías y facilitar la medición del radio se orientó el mayor eje de crecimiento, el que presenta un mayor radio, en ángulo de  $90^{\circ}$ . Con el fin unificar resultados y obtener una lectura definitiva para cada larva, aquellas fotografías que contenían dos otolitos se hicieron las medias de las lecturas de cada otolito y a continuación, las medias de las lecturas entre los dos otolitos. Para las larvas que tienen un otolito se hizo la media de esas dos lecturas. Los otolitos cuyos coeficientes de variación (CV) entre lecturas era superior al 15% fueron eliminados del análisis.

Se empleó el software Leica Application Suite X (LAS X 2.0.0) para la estimación de los patrones de crecimiento diario. El software permite realizar mediciones del radio,

recuento de anillos y tamaño de incrementos con los “stacks” obtenidos del microscopio.

### 3.5.2. Radio del otolito y recuento de anillos

La medición del radio se realizó desde el centro del otolito hasta el borde (Fig. 13). Sobre el eje del radio se llevó a cabo el análisis de la microestructura para estimar la edad con los anillos de crecimiento diario.



**Figura 13.** Otolito correspondiente a larva de *Auxis rochei*. Se aprecian el núcleo (A), anillo de eclosión (B), el radio (C) y los incrementos diarios (D) o días de vida a través de puntos. (Foto realizada con aumento x100 por Ricardo Borrego Santos).

El criterio de lectura e inclusión de anillos para la estimación de edad que se utilizó fue el mismo criterio que ha sido presentado y defendido en varios foros científicos (Malca *et al.*, 2019; 2020) (Ecuación 2 y 3).

$$AT_H = \frac{DAPV - 7\mu m}{n}$$

**Ecuación 2.** Cálculo de anillos teóricos después del anillo de eclosión ( $AT_H$ ), distancia del primer anillo visible (DAPV) y número de incrementos estimados (n).

Representando n el número de incrementos estimados teniendo en cuenta el tamaño del primer anillo visible. Según el patrón teórico de crecimiento, los anillos estimados no pueden ser mayores que el tamaño de dicho anillo.

$$AT_B = \frac{R - DAUV}{IUAV}$$

**Ecuación 3.** Cálculo de anillos teóricos antes del borde ( $AT_B$ ), radio (R), distancia último anillo visible (DAUV) e incremento último anillo visible (IUAV).

### 3.5.3. Incremento diario

Los incrementos diarios se calcularon restando la distancia que separa un anillo con el siguiente (Ecuación 4). Tras el cálculo de estos se estimó los incrementos medios que tiene cada larva (Ecuación 5).

$$IW = DA - DAA$$

**Ecuación 4.** Cálculo de incrementos diarios (I), distancia del anillo (DAA) y distancia anillo anterior (DAA).

$$MIW = \frac{\sum I}{I 0}$$

**Ecuación 5.** Cálculo de incremento medio (MIW), sumatorio de incrementos ( $\sum I$ ) e incrementos observados.

## 3.6. Ecología trófica

Las larvas que se encuentran en estadio preflexión presentan transmisión materna en los valores isotópicos, mantenido el  $\delta^{15}\text{N}$  transferido por vía materna, presente desde el huevo hasta el final de la etapa de preflexión (Uriarte *et al.*, 2016a). Para evitar este sesgo en nuestro estudio, solo se han utilizado un rango de tamaño similar a las larvas de ABFT y BT, que se corresponden con un estadio postflexión (6-12,5 mm), cuyos  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  dependen exclusivamente de su comportamiento trófico sin influencia materna.

### 3.6.1. Análisis de isótopos estables (SIA)

Se utilizó un espectrómetro de masas (Termo-Finningan Delta plus) para obtener los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$ , y mediante un analizador elemental (FlashEA1112 Termo-Finningan) se obtuvo los valores de % C y %N, de cada una de las larvas y de la fracción del microzooplancton. Los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  del contenido lipídico en las larvas presenta valores más negativos, la corrección de los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  no fue posible realizarla, debido a su pequeño tamaño y peso, lo que dificultó una extracción química suficiente (Uriarte *et al.*, 2016a; 2018), por ello se aplicó un ajuste posterior a los datos, mediante la relación empírica descrita por Logan *et al.*, (2008).



Los detalles metodológicos de la obtención de los isótopos estables de nitrógeno y carbono se pueden consultar en diferentes manuscritos publicados por Laiz-Carrión *et al.*, (2013; 2015) y Quintanilla *et al.*, (2015).

### **3.7. Análisis de datos**

Las diferencias significativas de las variables temperatura y salinidad entre las estaciones de muestro (n=23), mediante un análisis estadístico Kruskal-Wallis.

Se analizó la talla y el peso de un total de 154 larvas en estadios postflexión con rangos de talla (SL) similares para ambas especies (6- 12,5 mm), siendo el número de larvas ABFT 74 y el de BT 80. Se consideraron cuatro categorías basadas en la presencia de solamente BT, solo de ABFT, BT en presencia de ABFT (BT+ABFT) y ABFT en presencia de BT (ABFT+BT). Se utilizaron análisis de regresión simple para evaluar la relación de los parámetros biométricos y los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$ . Se realizó un análisis comparativo de talla entre los grupos establecidos.

Se empleó ecuaciones lineales ( $y = a + x * b$ ) para estudiar las relaciones entre las variables LogSL y LogDW vs Edad. En consecuencia, un análisis residual definió diferentes grupos según sus valores positivos o negativos para ambos ajustes simultáneamente. Estos grupos se incluyeron como factores de una variable de agrupación en el análisis ANCOVA controlado por edad para poder considerar comparaciones intrapoblacionales. Así, cada población de ABFT y BT se dividió en cuatro grupos según su SL y DW mayor o menor de lo esperado controlados por edad: larvas más largas y pesadas de lo esperado por el modelo, OPT (ABFT + y BT + con residuos positivos para ambos ajustes), con menor SL y DW de lo esperado, DEF (ABFT- y BT- con residuales negativos para ambos ajustes), y dos grupos intermedios (SL más corto, pero más pesado y viceversa). En resumen, esta diferenciación por residuos también distinguió los patrones de crecimiento positivo / negativo que está teniendo una larva individual con respecto a la población.

Se empleó análisis ANCOVA utilizando edad como covariable para analizar las diferencias en los patrones de crecimiento larvario (Talla y Peso) y variables biométricas de los otolitos (Radio). Previamente a la realización de los análisis estadísticos, las

variables Talla, Peso, Radio, fueron transformadas logarítmicamente para cumplir los requisitos de linealidad y homogeneidad de varianzas (Sokal y Rohlf, 1981). Las comparaciones múltiples de la talla de los diferentes grupos se realizaron mediante un análisis estadístico Kruskal-Wallis.

Se aplicó la fórmula propuesta por Post (2002) para obtener la posición trófica (TP) para ambas especies, ABFT y BT (Ecuación 6).

$$PT = \frac{\delta^{15}\text{N}_{Larva} - \delta^{15}\text{N}_{Microzooplankton}}{\Delta^{15}\text{N}} + PT_{Basal}$$

**Ecuación 6.** Fórmula del cálculo de la posición trófica (Laiz-Carrión *et al.*, 2015).

Donde  $\delta^{15}\text{N}_{larva}$  fueron las firmas isotópicas para las larvas individuales de BFT y BT, y  $\delta^{15}\text{N}_{micro}$  fueron los valores isotópicos del microzooplankton (consumidor secundario) de la estación de muestreo de cada larva. El valor de  $PT_{Basal}$  corresponde a 2, al asumir el microzooplankton como consumidores primarios (Coll *et al.*, 2006; Bode *et al.*, 2007). Se utilizaron los valores del factor medio discriminación isotópica de nitrógeno ( $\Delta^{15}\text{N}$ ) propuesto por Varela *et al.*, (2011), para ABFT adultos (1,64 ‰) y que fue empleado previamente en larvas de túnidos (Laiz-Carrión *et al.*, 2015) y en concreto en larvas de melva (Laiz-Carrión *et al.*, 2019). Las comparaciones múltiples de la TP de los grupos establecidos y de los grupos de crecimiento OPT/DEF se realizaron mediante un análisis estadístico Kruskal-Wallis.

La amplitud del nicho trófico se calculó a partir de los valores obtenidos de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  mediante las áreas de las elipses bayesianas (AEE) a partir del método SIBER (Stable Isotope Bayesian Ellipses in R) (Jackson *et al.*, 2011). La comparativa de los nichos tróficos y la posición trófica por grupos se realizó sin filtrado de talla.

Todas las pruebas estadísticas se realizaron utilizando Statistica7.1 (Statsoft) y el software RStudio. Se consideró un nivel de significación de  $\alpha = 0,05$  para todas las pruebas estadísticas.

## 4. RESULTADOS

### 4.1. Variables ambientales

#### 4.1.1. Temperatura

No se observaron diferencias significativas en la variable temperatura entre estaciones en ninguna de las profundidades consideradas (Kruskal-Wallis,  $p > 0,05$ ). No obstante, sí se observaron diferencias significativas de temperatura entre las profundidades (Kruskal-Wallis,  $p < 0,05$ ).

**Tabla 1.** Valores mínimos, máximos y medios  $\pm$  SD de temperatura ( $^{\circ}\text{C}$ ) con respecto a la profundidad atendiendo a las estaciones en las que se han capturado ambas especies (ABFT + BT), únicamente BT y solo ejemplares ABFT. NS: no significativo, \*  $p < 0,05$ , \*\*,  $p < 0,01$ .

TEMPERATURA ( $^{\circ}\text{C}$ )		Profundidad		Kruskal-Wallis
Estaciones		5 metros	100 metros	<i>p</i>
ABFT + BT	Mínimo	25,73	13,29	*
	Media $\pm$ SD	25,92 $\pm$ 0,12	13,48 $\pm$ 0,14	
	Máximo	26,06	13,67	
BT	Mínimo	23,81	13,14	*
	Media $\pm$ SD	25,5 $\pm$ 0,83	13,32 $\pm$ 0,15	
	Máximo	26,01	13,55	
ABFT	Mínimo	25,73	13,30	*
	Media $\pm$ SD	25,91 $\pm$ 0,17	13,43 $\pm$ 0,12	
	Máximo	26,12	13,59	
Kruskal-Wallis		NS	NS	

#### 4.1.2. Salinidad

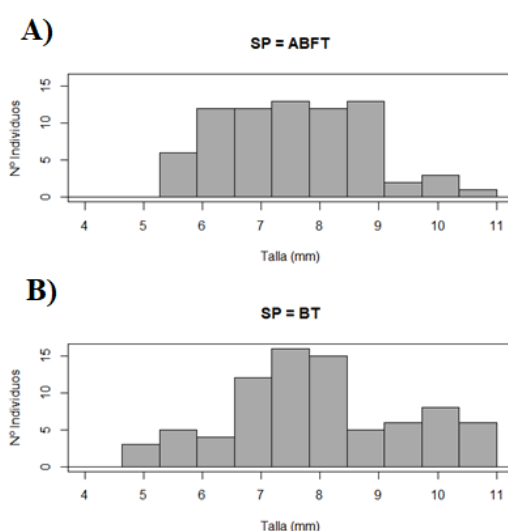
No se observaron diferencias significativas en la variable salinidad entre estaciones en ninguna de las profundidades (Kruskal-Wallis,  $p > 0,05$ ). Al contrario, sí se observaron diferencias significativas de salinidad entre las profundidades (Kruskal-Wallis,  $p < 0,05$ ).

**Tabla 2.** Valores mínimos, máximos y medios  $\pm$  SD de salinidad (‰) con respecto a la profundidad atendiendo a las estaciones en las que se han capturado ambas especies (ABFT + BT), únicamente ejemplares BT y solo ejemplares ABFT. NS: no significativo, \*  $p < 0,05$ , \*\*,  $p < 0,01$ .

SALINIDAD (‰)		Profundidad		Kruskal-Wallis
Estaciones		5 metros	100 metros	<i>p</i>
ABFT + BT	Mínimo	37,24	38,07	*
	Media $\pm$ SD	37,36 $\pm$ 0,08	38,09 $\pm$ 0,02	
	Máximo	37,45	38,13	
BT	Mínimo	37,21	37,99	*
	Media $\pm$ SD	37,38 $\pm$ 0,17	38,04 $\pm$ 0,06	
	Máximo	37,69	38,15	
ABFT	Mínimo	37,36	38,08	*
	Media $\pm$ SD	37,52 $\pm$ 0,23	38,11 $\pm$ 0,04	
	Máximo	37,86	38,16	
Kruskal-Wallis				
	<i>p</i>	NS	NS	

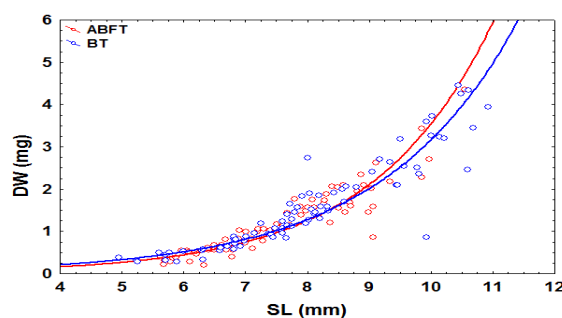
#### 4.2. Características de las larvas

La figura 14 muestra la distribución de frecuencias de las diferentes tallas de los individuos analizados en estadios posflexión.



**Figura 14.** Histogramas donde se clasifican los individuos de ABFT (A) y BT (B) por clase de talla.

La relación de talla y peso en ambas especies está representada en la figura 15. Las larvas analizadas de ABFT presentaban una talla media de  $7,56 \pm 1,19$  mm y un peso medio de  $1,22 \pm 0,77$  mg. Las larvas de BT presentaban una talla media de  $7,97 \pm 1,46$  mm y un peso medio de  $1,59 \pm 1,06$  mg (Anexo-Tabla 1). Para una talla determinada las larvas de BT mostraron un mayor peso que las larvas de ABFT (Fig. 15).

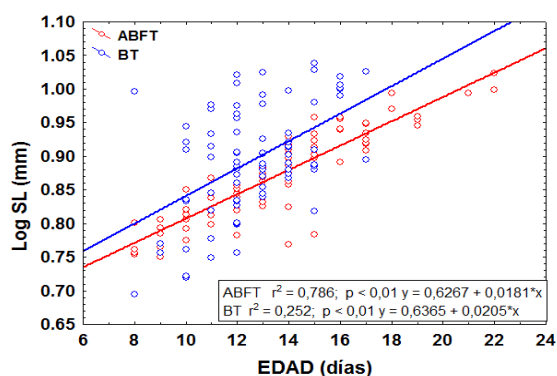


**Figura 15.** Relación talla-peso de las especies ABFT en color rojo ( $y = 0,0203e^{0,5143x}$ ) y BT en color azul ( $y = 0,0342e^{0,4527x}$ ).

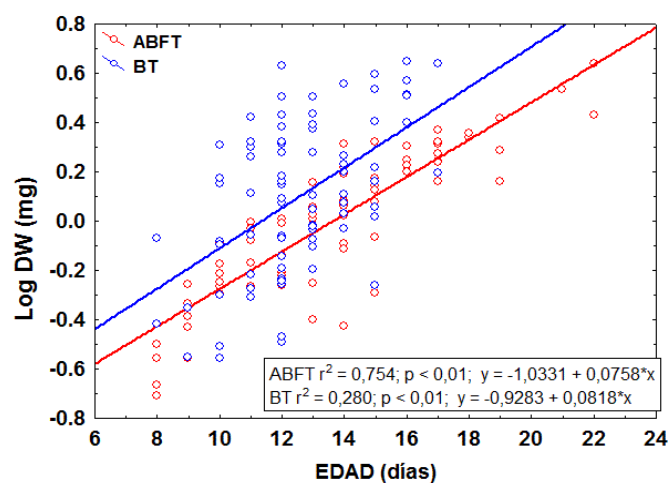
### 4.3. Crecimiento larvario

#### 4.3.1. Comparativas de crecimiento entre especies

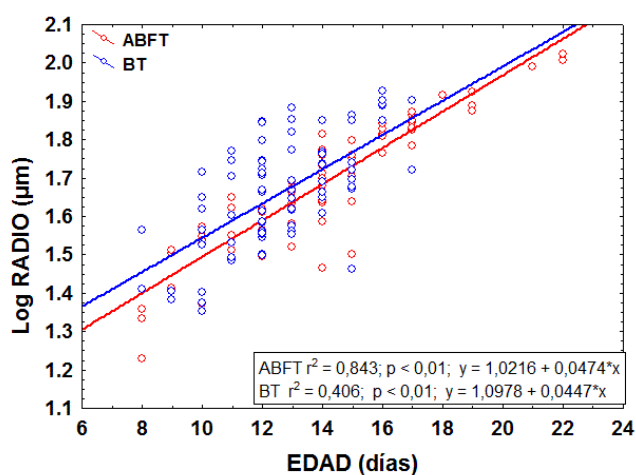
Las larvas de BT mostraron un mayor potencial de crecimiento que larvas de ABFT, tanto en talla (Fig. 16) como en peso (Fig. 17). Del mismo modo, mayor potencial de crecimiento de las larvas de BT queda reflejado en la biometría de sus otolitos, cuales presentan un radio significativamente mayor que las larvas de ABFT (Fig. 18). Se observaron diferencias significativas entre especies (ANCOVA,  $p < 0,05$ ) en talla, peso y radio del otolito entre BT y ABFT (Tabla 3).



**Figura 16.** Patrón de crecimiento en talla (Log SL) para las especies consideradas (ABFT y BT) incluyendo la ecuación, capacidad explicativa ( $r^2$ ) y grado de significación ( $p$ ) de los ajustes.



**Figura 17.** Patrón de crecimiento en peso para las especies consideradas (ABFT y BT) incluyendo la ecuación, capacidad explicativa ( $r^2$ ) y grado de significación ( $p$ ) de los ajustes.



**Figura 18.** Potencial de crecimiento de las larvas. Relación entre la edad de las dos especies estudiadas con el log (Radio) de sus otolitos. Incluyendo la ecuación, capacidad explicativa ( $r^2$ ) y grado de significación ( $p$ ) de los ajustes.

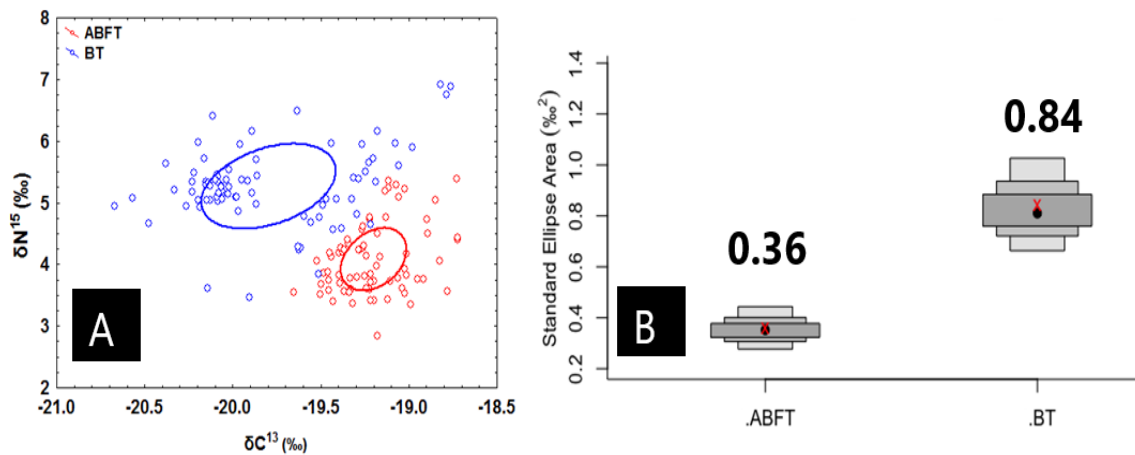
**Tabla 3.** Resultados de análisis ANCOVA entre especies ABFT (N=74) y BT (n=80) (Media  $\pm$  SD, F y p) para las variables Log SL, Log DW y Log Radius. NS: no significativo, \*  $p < 0,05$ , \*\*  $p < 0,01$ .

		ABFT	BT	$F_{1,151}$	$p$
<b>Log SL</b>	Media $\pm$ SD	0,8733 $\pm$ 0,007	0,8942 $\pm$ 0,007	19,44	**
<b>Log DW</b>	Media $\pm$ SD	0,0001 $\pm$ 0,0340	0,1025 $\pm$ 0,3460	26,70	**
<b>Log Radius</b>	Media $\pm$ SD	1,6672 $\pm$ 0,2001	1,6608 $\pm$ 0,1570	7,723	**

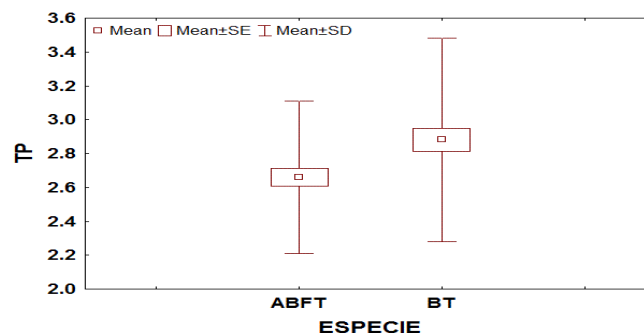
#### 4.4. Comparativa de nichos Isotópicos y posiciones tróficas

##### 4.4.1. Comparativa por especie

No se observó solapamiento trófico entre BT y ABFT. Los rangos de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  fueron mayores en larvas de BT que en larvas de ABFT (Fig. 19A). El área de la elipse de BT fue mayor que el área de la elipse de ABFT (Fig. 19B). Las larvas de BT presentaron mayores TP que las larvas de ABFT, las cuales mostraron un mayor crecimiento (Fig. 20 y Anexo-Tabla 2).



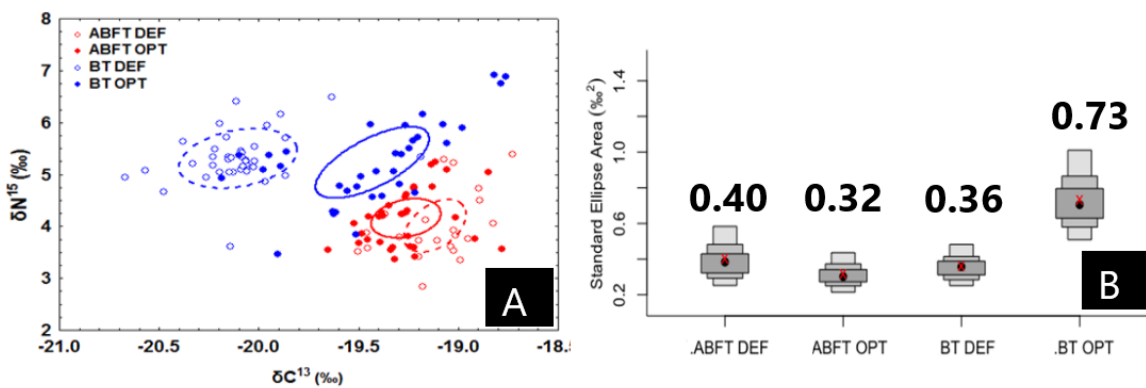
**Figura 19.** (A) Bi-plots de las dos especies estudiadas (ABFT en color rojo, BT en color azul). Las elipses representan la amplitud del nicho trófico obtenidas mediante el método SIBER (Stable Isotope Bayesian Ellipse in R). (B) Comparación de las estimaciones por SIBER de áreas de los nichos tróficos larvarios (SEAc). La cruz roja (X) representa el tamaño de la elipse aplicando la corrección para pequeños tamaños de la muestra (SEAc).



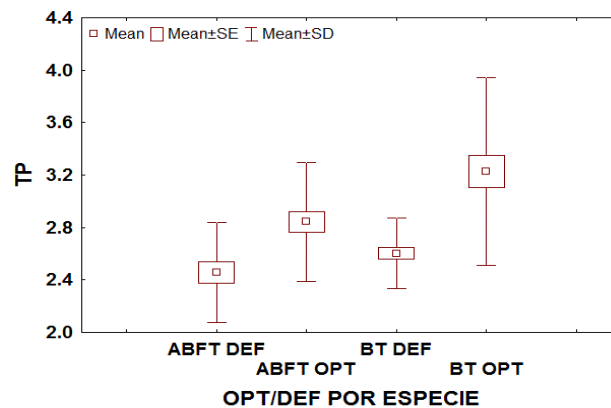
**Figura 20.** Diagrama de cajas y bigotes que muestra la comparativa de TP de ambas especies.

#### 4.4.2. Comparativa por grupos de crecimiento (OPT vs DEF).

No se observó solapamiento trófico entre los grupos BT OPT y BT DEF, mientras que si se observa cierto grado de solapamiento entre ABFT OPT y ABFT DEF. Los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  presentaron mayor dispersión para las larvas de BT (Fig. 21A). El grupo de crecimiento BT OPT presentó el área de elipse mayor mientras, que el grupo de crecimiento ABFT OPT presentó la menor área de elipse (Fig. 21B). Los grupos de mayor crecimiento (OPT) presentaron TPs significativamente superiores a los grupos de menor crecimiento (DEF) para ambas especies (Fig. 22, Tabla 4).



**Figura 21.** (A). Bi-plots comparativo de los nichos isotópicos estimados para los grupos ABFT DEF (color rojo discontinuo), ABFT OPT (color rojo), BT DEF (color azul discontinuo) y BT OPT (color azul). Las elipses representan la amplitud del nicho trófico obtenidas mediante el método SIBER (Stable Isotope Bayesian Ellipse in R). (B) Comparación de las estimaciones por SIBER de áreas de los nichos tróficos larvarios (SEAc). La cruz roja (X) representa el tamaño de la elipse aplicando la corrección para pequeños tamaños de la muestra (SEAc).



**Figura 22.** Diagrama de cajas y bigotes que muestra la comparativa de OPT/DEF con TP de cada grupo.

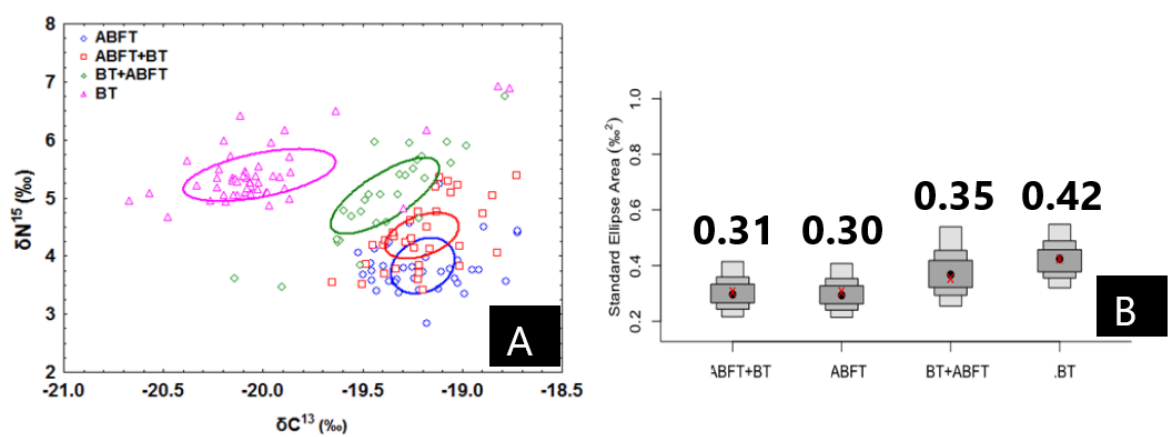


**Tabla 4.** Resultados obtenidos del test Kruskal-Wallis ( $p < 0,05$ ) con comparaciones múltiples de la TP de los grupos de crecimiento OPT/DEF. NS: no significativo, \*  $p < 0,05$ , \*\*,  $p < 0,01$ .

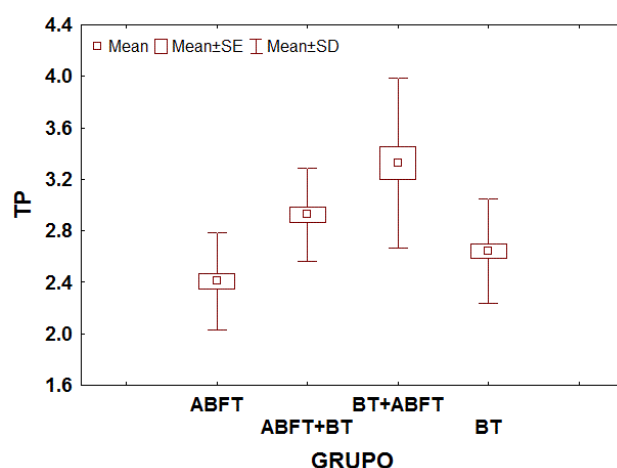
	ABFT DEF	ABFT OPT	BT DEF	BT OPT
ABFT DEF		*	NS	**
ABFT OPT	*		NS	NS
BT DEF	NS	NS		**
BT OPT	**	NS	**	

**4.4.3. Comparativa por grupos (ABFT, BT, ABFT+BT, BT+ABFT)**

No se observó solapamiento trófico entre los grupos BT+ABFT y BT, mientras que si se observó solapamiento trófico entre los grupos ABFT y ABFT+BT. Los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  presentaron mayor dispersión para las larvas de BT (Fig. 23A). El grupo BT presentó el área de mayor tamaño, y el área de menor tamaño la presentó el grupo ABFT (Fig. 23B y Tabla 5). El grupo BT+ABFT presentó TPs superiores a los demás grupos, mientras que el grupo ABFT presentó la TP menor. (Fig. 24 y Anexo- Tabla 3).



**Figura 23.** (A) Bi-plots para los 4 grupos estudiados. El azul representa ABFT, el color rojo representa ABFT en presencia de BT, el color verde representa BT en presencia de ABFT y el rosa representa BT. Las elipses representan la amplitud del nicho trófico obtenidas mediante el método SIBER (Stable Isotope Bayesian Ellipses in R). (B) Comparación de las estimaciones por SIBER de áreas de los nichos tróficos larvarios (SEAc). La cruz roja (X) representa el tamaño de la elipse aplicando la corrección para pequeños tamaños de la muestra (SEAc).

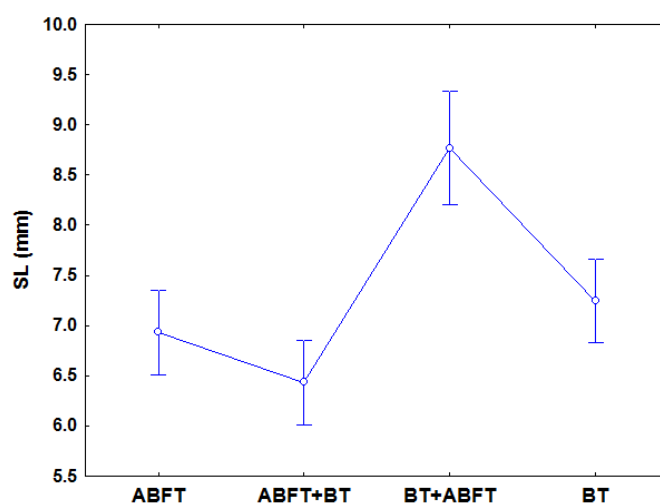


**Figura 24.** Diagrama de cajas y bigotes de la posición trófica de cada uno de los grupos.

**Tabla 5.** Resultados obtenidos de Kruskal-Wallis ( $p < 0,05$ ) con comparaciones múltiples de la TP de los diferentes grupos. NS: no significativo, \*  $p < 0,05$ , \*\*,  $p < 0,01$ .

	ABFT	ABFT+BT	BT+ABFT	BT
ABFT		**	**	*
ABFT+BT	**		NS	*
BT+ABFT	**	NS		**
BT	*	*	**	

Al comparar las diferencias de tallas entre los distintos grupos, se observa como las larvas de BT que aparecen conjuntamente ABFT presenta tallas significativamente superiores al resto de los grupos (Fig. 25 y Tabla 6).



**Figura 25.** Valores medios  $\pm$  SE de talla de cada uno de los grupos.

**Tabla 6.** Resultados obtenidos de Kruskal-Wallis ( $p < 0,05$ ) con comparaciones múltiples de la talla de los diferentes grupos. NS: no significativo, \*  $p < 0,05$ , \*\*  $p < 0,01$ .

	ABFT	ABFT+BT	BT+ABFT	BT
ABFT		NS	**	NS
ABFT+BT	NS		**	NS
BT+ABFT	**	**		**
BT	NS	NS	**	

## 5. DISCUSIÓN

Las tasas de crecimiento juegan un papel fundamental en la supervivencia larvaria (Takahashi y Watanabe, 2004; García *et al.*, 2007), señalando que la mortalidad larvaria en peces es selectiva (Johnson *et al.*, 2014) y siendo la hipótesis "growth-dependent" el marco de evaluación de la influencia del crecimiento en la supervivencia (Sponaugle *et al.*, 2011). Los resultados muestran que las larvas de BT presentaron crecimientos superiores a las de ABFT tanto en talla como en peso (Fig. 16 y 17; Tabla 3), del mismo modo los otolitos de BT presentan un radio significativamente mayor (Fig. 18 y Tabla 3).

Las especies de escómbridos basan su estrategia de supervivencia en altas tasas de crecimiento que les permitan alcanzar antes las fases de depredación activa (piscivoría) y aumentan su capacidad para reducir la presión depredadora por parte de otras especies (Hunter, 1981). Estudios recientes han señalado que las larvas de ABFT tienen un rápido crecimiento y desarrollo de los órganos internos, incluyendo el sistema digestivo (Uriarte, 2018; García *et al.*, 2017), siendo, según nuestros resultados, aún más rápido en el caso de la melva.

De manera general, un mayor crecimiento relativo está asociado a crecimientos somáticos más lentos, cumpliéndose en nuestro caso ya que, aunque no existen diferencias significativas, el crecimiento relativo de ABFT es ligeramente superior al de BT (Fig. 15). Esto es debido precisamente al menor potencial de crecimiento de la población de ABFT, ya que, para una determinada clase de talla, al crecer más

lentamente, estas larvas tienen mayor edad y han acumulado un mayor peso que aquellas que crecen a una tasa superior (Quintanilla, 2016). El menor potencial de crecimiento de las larvas de ABFT se puede corroborar con los patrones de crecimiento menores tanto en SL, como en DW y RAD, que son superiores en el caso de las larvas de BT.

El crecimiento larvario, el tamaño del otolito y los incrementos depositados se ven fuertemente influenciados por factores fisiológicos y ambientales destacando la disponibilidad de alimento y temperatura (Takahashi *et al.*, 2012) siendo esta última la más influyente en las características biométricas de los otolitos (Otterlei *et al.*, 2002). Tanto es así que hay estudios que demuestran que cambios bruscos de temperatura se ven reflejados en las microestructuras de deposición diaria que se observan en el otolito (García *et al.*, 2013) siendo normalmente mayores con temperatura altas, presentando pues una mayor tasa de crecimiento (García *et al.*, 2007).

Nuestros resultados indican que no existen diferencias en las variables ambientales consideradas (Temperatura/salinidad; Tabla 1 y 2) entre las estaciones de los diferentes grupos analizados a la profundidad asociada al hábitat en el que se desarrollan de las larvas (5 metros). Por otra parte, las diferencias que hay dentro de las estaciones según la profundidad son debidas a las diferentes masas de agua (Atlántica y Mediterránea). El área de estudio presenta la mezcla entre las aguas del Atlántico, que entran en superficie a través del Estrecho de Gibraltar, y las aguas del Mediterráneo. Esta agua Atlántica (agua Atlántica reciente) se caracteriza por ser más templada, menos salina y más pobre en nutrientes en comparación con el agua Mediterránea la cual tiene, a consecuencia de procesos de evaporación, mayor salinidad (Gómez *et al.*, 2000). Esa mezcla se produce por el balance hídrico deficitario del Mar Mediterráneo (Sarhan *et al.*, 2000; García Raso *et al.*, 2008), provocando que las aguas intermedias y profundas, más densas por la concentración salina y ricas en nutrientes, vuelvan al Atlántico a través del Estrecho de Gibraltar por debajo de las aguas entrantes superficiales. El rango de salinidad en el que se distribuyen las larvas de ambas especies está en torno a los 37,5‰, correspondiente al frente de mezcla de ambas aguas, lo que coincide con lo descrito para ABFT en aguas del archipiélago balear (Alemany *et al.*, 2010).

Por tanto, las diferencias obtenidas entre los patrones de crecimiento de ambas especies no pueden ser atribuidas a diferencias en las variables ambientales y planteamos la hipótesis de que se deban a diferencias en el comportamiento trófico a través de análisis de sus posiciones y nichos tróficos.

Los resultados obtenidos al comparar ambas especies nos indican que existen diferencias en el comportamiento trófico entre ABFT y BT (Fig. 19). Entendiendo el nicho isotópico (IN) como el hábitat ocupado por una especie en un espacio  $\delta$  bivariante, empleando los valores isotópicos (carbono y nitrógeno) como coordenadas (Jackson *et al.*, 2011), los nichos isotópicos se interpretan como los nichos tróficos en los que se han alimentado las larvas y su estimación nos permitiría comparar información sobre su dieta. El tamaño de los nichos está relacionado con la disponibilidad del alimento y la selección del mismo por parte del consumidor, de manera que los consumidores deben las estrategias de alimentación a sus requerimientos metabólicos según los fenómenos de producción. Lesser *et al.*, (2020) señaló que los organismos que se desarrollan en sistemas más productivos presentan nichos más pequeños, en contraposición a los que lo hacen en sistemas menos productivos, que suelen presentar una mayor diversidad de presas, con nichos tróficos de mayor tamaño. Por tanto, según esta hipótesis, las larvas de ABFT parecen haberse desarrollado en un sistema más productivo con menor diversidad de presas, al presentar un nicho isotópico de menor tamaño que BT (Figs. 19 A y B).

Cabe destacar que no se ha observado solapamiento entre los nichos isotópicos entre ambas especies, revelando una segregación de nichos tróficos evitándose la competencia por los recursos tróficos entre ambas especies. Los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  observados para BT fueron más negativos y con una mayor variabilidad (amplitud de rango) que, para el ABFT, sugiriendo un mayor rango de utilización de fuentes de carbono (Laiz-Carrión *et al.*, 2019) con una mayor contribución de fuentes de carbono de origen más oceánico (Laiz-Carrión *et al.*, 2013; 2015; 2019). Esto serviría además para apoyar la hipótesis de una mayor plasticidad en las larvas de BT.

Debido a la alta variabilidad de los valores de las huellas isotópicas de productores primarios (fitoplancton), asociada a las fluctuaciones de factores físicos y biogeoquímicos, su utilización como baseline en la estimación de la posición trófica, puede generar mucha fluctuación en dichas estimas. Sin embargo, los consumidores primarios integran la señal isotópica característica de cada ecosistema de una manera más estable, por lo que su utilización como línea base reduce la incertidumbre en la estimación de la posición trófica de los consumidores ubicados más arriba en la red alimentaria (Zanden *et al.*, 2001). En los estudios de ecología trófica larvaria de atunes se viene utilizando el microzooplancton (Laiz-Carrión *et al.*, 2015; 2019) como línea base de la cadena trófica en la que se alimentan estas larvas para estimar su posición trófica, aunque la mayoría de los organismos descritos en las dietas de larvas túnidos, como copépodos, cladóceros, apendicularios y estadios de nauplios (Morote *et al.*, 2008; Catalán *et al.*, 2011; Uriarte *et al.*, 2019) se incluyan en la fracción del mesozooplancton.

En relación a la comparativa interpoblacional en la TP entre especies, los resultados muestran que las larvas de BT ocupan una posición mayor que las larvas de ABFT (Fig. 20). Además, los resultados obtenidos del análisis intrapoblacional las TP por grupos de crecimiento (OPT vs DEF) (Fig. 22) nos muestra que, en ambas especies, las larvas con un crecimiento óptimo presentan valores de TP significativamente superiores. Por tanto, el patrón obtenido en el análisis intrapoblacional se mantiene y, además, el análisis intrapoblacional comparando larvas de la misma especie con crecimientos contrastantes determina una relación directa entre la TP y el crecimiento, es decir, o bien lo que comes influye en como creces o bien como creces te permite comer diferente. En este sentido, un crecimiento más rápido permitiría a dichas larvas aumentar el tamaño de sus presas en comparación con el grupo de crecimiento más lento. Así, es posible que los mayores niveles de TP sean consecuencia de su mayor potencial de crecimiento, lo que le haría ser capaz de incluir en su dieta fracciones plantónicas de mayor tamaño y  $\delta^{15}\text{N}$  más elevados, aumentando así su señal isotópica. Por tanto, las larvas con un mayor crecimiento aumentarían antes el tamaño de sus presas lo que les permitiría acceder a mayores fracciones de plancton y provocaría el aumento de sus TPs. (Quintanilla *et al.* 2020).

Al considerar los IN obtenidos para los grupos de crecimiento contrastante (Figs. 21 A y B) podemos observar cómo en el caso de ABFT son bastante similares y con cierto grado de solapamiento. Sin embargo, en el caso de BT los nichos entre ambos grupos de crecimiento aparecen claramente segregados por sus valores de  $\delta^{13}\text{C}$ , lo que podría indicar una importante influencia del origen de la fuente de carbono de su dieta en el crecimiento para el caso de la melva. Es decir, las BT OPT presentan IN más próximos a los de ABFT, y segregados de los BT DEF. Además, los IN de BT OPT son claramente más amplios que los de BT DEF, es decir, las larvas de BT que presentaron una dieta más diversa crecen mejor, poniendo en manifiesto la relación entre el crecimiento y el comportamiento alimenticio.

Al considerar la coincidencia de las larvas de BT y ABFT, las larvas de BT que coinciden en espacio/tiempo con las de ABFT ven reducido su nicho probablemente debido a que se encuentran en un ambiente más productivo, conociendo que las puestas de atún rojo están asociadas a frentes de agua mediterránea y atlántica (Alemany *et al.*, 2010).

En los resultados obtenidos de la comparación de los 4 grupos (larvas aisladas y larvas en presencia de la otra especie para ambas especies se produce un aumento en sus TPs al aparecer de forma conjunta. Las larvas de BT presentan valores de TP superiores a ABFT en todos los casos. Además de por su mayor potencial de crecimiento citado anteriormente, una posible hipótesis que lo justifique podría ser que las larvas de BT aumenten su TPs porque estén alimentándose de larvas de ABFT. Diferentes autores han demostrado la voracidad de las larvas de BT (Morote *et al.*, 2008; Llopiz *et al.*, 2010), las cuales presentan un comportamiento piscívoro a partir de los 5 mm de longitud, coincidiendo con un gran desarrollo de sus órganos (Laiz-Carrión *et al.*, 2013) si se compara con otras especies de túnidos que empiezan a la talla de 6-7 mm como las larvas de ABFT (Llopiz *et al.*, 2015a; Uriarte, 2018). Por tanto, el aumento en la TP de BT al coincidir con ABFT se podría justificar sobre la hipótesis de piscívora (Llopiz *et al.*, 2010; Reglero *et al.*, 2014) permitiendo a las larvas de BT de este grupo alcanzar las mayores tallas de todos los grupos (Fig. 25 y Tabla 6).

Recientemente, Shiroza y colaboradores (2021) han sugerido que larvas de ABFT en el Golfo de México presentaban la capacidad de cambiar de una selección pasiva en su dieta, regulada por factores físicos (capacidades predatorias de la larva, capacidad de huida y visibilidad de la presa, y probabilidad de encuentro), a una selección activa de presas energéticamente más rentable. Este cambio en los hábitos de alimentación viene mediado por la abundancia de Podonidae (cladóceras), sus presas preferidas. Así en cuando la presencia de sus presas preferidas es baja, las larvas presentan un comportamiento alimenticio más generalista basado principalmente en protistas ciliados y copépodos (Corycaeidae), mientras que cuando la disponibilidad de sus presas preferidas es elevada, las larvas de ABFT presentan un comportamiento alimenticio más especializado. En este sentido, nuestros resultados para el grupo de ABFT+BT con mayores TP y menores IN que el grupo ABFT, sugiere una alimentación más estenófaga para el grupo ABFT+BT, presentando un mayor grado de selección activa (especialización) del atún cuando está en presencia de la melva, mediado no sólo por la presencia o no de sus presas preferidas, sino también por la competencia de la interacción trófica de ambas especies que se repartirían los recursos. Esta competencia por los recursos, generaría una presión sobre los hábitos alimenticios que originaría una selección activa de las presas más exitosa, la cual implicaría mayores TP y menores IN.



## 6. CONCLUSIONES

- A. Las larvas de *Auxis rochei* presentaron mayores TP y IN que *Thunnus thynnus* asociadas a un mayor crecimiento en talla y peso.
- B. No se observó solapamiento de IN entre especies, interpretándose como una estrategia ecológica exitosa que modula el potencial de crecimiento, y por tanto la supervivencia larvaria y los consecuentes procesos de reclutamiento con repercusión en las estrategias de gestión del recurso.
- C. Ambas especies aumentan su TP y reducen su IN al compartir hábitat en comparación a cuando se encuentran aisladas.
- D. Los grupos de crecimiento óptimo, para ambas especies, prestaron valores superiores en TPs, en comparación con los grupos de crecimiento deficiente, corroborando la relación directa entre crecimiento y comportamiento trófico.

## 7. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Abend, A. G., y Smith, T. D. (1997). Differences in stable isotope ratios of carbon and nitrogen between long-finned pilot whales (*Globicephala melas*) and their primary prey in the western north Atlantic. *ICES Journal of Marine Science*, 54(3), 500-503.
- Alemany, F. (1997). Ictioplancton del mar Balear. Resultados de las campañas “Balears”, “Miver”, “Canal de Ibiza”, Proyecto “Bahía” y Proyecto “Radiales”. Tesis Doctoral, Universidad de las Islas Baleares.
- Alemany, F., Quintanilla, L., Velez-Belchí, P., García, A., Cortés, D., Rodríguez, J. M., ... y López-Jurado, J. L. (2010). Characterization of the spawning habitat of Atlantic bluefin tuna and related species in the Balearic Sea (western Mediterranean). *Progress in Oceanography*, 86(1-2), 21-38.
- Anderson, J. T. (1988). A review of size dependent survival during pre-recruit stages of fishes in relation to recruitment. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science*, 8, 55-66.
- Bakun, A., y Broad, K. (2003). Environmental ‘loopholes and fish population dynamics: comparative pattern recognition with focus on El Niño effects in the Pacific. *Fisheries Oceanography*, 12(4-5), 458-473.
- Bard, F. X., Bach, P., y Josse, E. (1998). Habitat, écophysiologie des thons: Quoi de neuf depuis 15 ans? *Collective Volume of Scientific Papers-International Commission for the Conservation of Atlantic Tunas*, 50, 319-342.
- Blaxter, J. H. S. (1969). Experimental rearing of pilchard larvae, *Sardina pilchardus*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 49(3), 557-575.
- Block, B. A., Dewar, H., Blackwell, S. B., Williams, T. D., Prince, E. D., Farwell, C. J., ... y Fudge, D. (2001). Migratory movements, depth preferences, and thermal biology of Atlantic bluefin tuna. *Science*, 293(5533), 1310-1314.
- Block, B. A., Teo, S. L., Walli, A., Boustany, A., Stokesbury, M. J., Farwell, C. J., ... y Williams, T. D. (2005). Electronic tagging and population structure of Atlantic bluefin tuna. *Nature*, 434(7037), 1121-1127.
- Bode, A., Álvarez-Ossorio-Costa, M. T., Cunha, M. E., Garrido, S., Peleteiro-Alonso, J. B., Porteiro-Lago, C., ... y Varela, M. (2007). Variability of the pelagic food web on the Iberian Atlantic: Stable nitrogen isotope studies.
- Brill, R. W., y Lut cavage, M. E. (2001). Understanding environmental influences on movements and depth distributions of tunas and billfishes can significantly improve population assessments. *American Fisheries Society Symposium*, 179-198. American Fisheries Society.
- Campana, S. E., y Neilson, J. D. (1985). Microstructure of fish otoliths. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 42(5), 1014-1032.
- Campana, S. E., y Jones, C. M. (1992). Analysis of otolith microstructure data. *Otolith microstructure examination and analysis. Can Spec Publ Fish Aquat Sci*, 117, 73-100.

- Campana, S. E. (1996). Year-class strength and growth rate in young Atlantic cod *Gadus morhua*. *Marine Ecology Progress Series*, 135, 21-26.
- Campana, S. E., y Jones, C. M. (1998). Radiocarbon from nuclear testing applied to age validation of black drum, *Pogonias cromis*. *Fishery Bulletin*, 96(2).
- Campana, S. E. (1999). Chemistry and composition of fish otoliths: pathways, mechanisms and applications. *Marine Ecology Progress Series*, 188, 263-297.
- Campana, S. E., y Thorrold, S. R. (2001). Otoliths, increments, and elements: keys to a comprehensive understanding of fish populations? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 58(1), 30-38.
- Catalán, I. A., Tejedor, A., Alemany, F., y Reglero, P. (2011). Trophic ecology of Atlantic bluefin tuna *Thunnus thynnus* larvae. *Journal of Fish Biology*, 78(5), 1545-1560.
- Coll, M., Palomera, I., Tudela, S., y Sardà, F. (2006). Trophic flows, ecosystem structure and fishing impacts in the South Catalan Sea, Northwestern Mediterranean. *Journal of Marine Systems*, 59(1-2), 63-96.
- Collette B.B., y Nauen C.E. (1983). Scombrids of the world. An annotated and illustrated catalogue of tunas, mackerels, bonitos and related species known to date. *FAO Fish*, 125(2), 137.
- Collette, B. B. (1986). Scombridae. *Fishes of the north-eastern Atlantic and the Mediterranean*, 2, 981-997.
- Collette, B.B., Reeb, C.A., y Block, B.A. (2001). Systematics of the tunas and mackerels (Scombridae). *Fish physiology*, 19, 1-33.
- Collette, B., y Klein-MacPhee, G. (2002). Bigelow y Schroeder's Fishes of the Gulf of Maine. Washington, DC. *Smithsonian Institution*.
- Corriero, A., Desantis, S., Deflorio, M., Acone, F., Bridges, C. R., De la Serna, J. M., ... y De Metrio, G. (2003). Histological investigation on the ovarian cycle of the bluefin tuna in the western and central Mediterranean. *Journal of Fish Biology*, 63(1), 108-119.
- Cort, J. L. (1990). Biología y pesca del atún rojo, *Thunnus thynnus* (L.), del mar cantábrico. Tesis Doctoral, Universidad Complutense de Madrid, 272 pp.
- Cort, J. L. (2007). El enigma del atún rojo reproductor del Atlántico Nororiental. *Bedia Artes Gráficas, SC, Santander*.
- Cort, J. L., Deguara, S., Galaz, T., Mèlich, B., Artetxe, I., Arregi, I., ... y Idrissi, M. H. (2013). Determination of L max for Atlantic Bluefin Tuna, *Thunnus thynnus* (L.), from meta-analysis of published and available biometric data. *Reviews in Fisheries Science*, 21(2), 181-212.
- Cort, J. L., y Abaunza, P. (2019). The Bluefin Tuna Fishery in the Bay of Biscay: Its Relationship with the Crisis of Catches of Large Specimens in the East Atlantic Fisheries from the 1960s. *Springer Nature*, 123.
- DeNiro, M. J., y Epstein, S. (1981). Influence of diet on the distribution of nitrogen isotopes in animals. *Geochimica et cosmochimica acta*, 45(3), 341-351.

- Desse, J., y Desse-Berset, N. (1994). Stratégies de pêche au 8ème millénaire: les poissons de Cap Andreas Kastros (Chypre). *Fouilles récentes à Khirokitia Editions Recherche sur Civilisations, Paris*, 335-360.
- Díaz-Arce, N., Arrizabalaga, H., Murua, H., Irigoien, X., y Rodríguez-Ezpeleta, N. (2016). RAD-seq derived genome-wide nuclear markers resolve the phylogeny of tunas. *Molecular phylogenetics and evolution*, 102, 202-207.
- Doumenge, F. (1998). L'histoire des pêches thonières. *Col. Vol. Sci. Pap. ICCAT*, 50, 753-802.
- Ehrenbaum, E. (1924). Scombriformes Report on the Danish Oceanographical Expeditions. *Mediterranean and Adjacent Seas*, 2(11), 1908-1910.
- France, R. L. (1995). Carbon-13 enrichment in benthic compared to planktonic algae: foodweb implications. *Marine ecology progress series*, 124, 307-312.
- Fromentin, J. M., y Fonteneau, A. (2001). Fishing effects and life history traits: a case study comparing tropical versus temperate tunas. *Fisheries Research*, 53(2), 133-150.
- Fromentin, J.M., y Powers, J. (2005). Atlantic bluefin tuna: population dynamics, ecology, fisheries and management. *Fish and Fisheries*, 6, 281-306.
- Fromentin, J. M. (2010). Comisión internacional para la conservación del atún atlántico, descripción del atún rojo del atlántico. *Manual de ICCAT primera edición*, 2.1.5.
- Fry, B., y Quiñones, R. B. (1994). Biomass spectra and stable isotope indicators of trophic level in zooplankton of the northwest Atlantic. *Marine Ecology Progress Series*, 201-204.
- Fry, B. (2006). *Stable isotope ecology* (Vol. 521). New York: Springer.
- García, A., Cortés, D., Quintanilla, J., y Rodríguez, J. M. (2007). Evidencing growth-dependent survival of Alboran Sea sardine (*Sardina pilchardus*) larvae in the field. *CIESM, Rapp Comm int Mer Médit*, 38.
- García Raso, J. E., Gofas, S., Salas Casanova, C., Manjón-Cabeza, E., Urrua, J., y García Muñoz, J.E. (2008). El mar más rico de Europa: Biodiversidad del litoral occidental de Málaga entre Calaburras y Cabo Pino. *Consejería de Medio Ambiente de Andalucía*, 140.
- García, A., Laiz-Carrión, R., Quintanilla, J., Corregidor, F., y Alemany, F. (2013). Report on abundant bluefin larval concentrations *Thunnus thynnus* found off the shelf/slope area in the Spanish levantine coast. Signs of recovery? *Collect. Vol. Sci. Pap. ICCAT*, 69(1), 292-296.
- García, A., Laiz-Carrión, R., Uriarte, A., Quintanilla, J. M., Morote, E., Rodríguez, J. M., y Alemany, F. (2017). Differentiated stable isotopes signatures between pre-and post-flexion larvae of Atlantic bluefin tuna (*Thunnus thynnus*) and of its associated tuna species of the Balearic Sea (NW Mediterranean). *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 140, 18-24.
- Gerard, T. L., y Malca, E. (2011). Silver nitrate staining improves visual analysis of daily otolith increments. *Journal of American Science*, 7(1), 120-124.
- Gibbs Jr, R. H., y Collette, B. B. (1967). Comparative anatomy and systematics of the tunas, genus *Thunnus*. *Fish. Bull., Fish Wildl. Serv*, 66 (1), 65-130.

- Gómez, F., González, N., Echevarría, F., y García, C. M. (2000). Distribution and fluxes of dissolved nutrients in the Strait of Gibraltar and its relationships to microphytoplankton biomass. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 51(4), 439-449.
- Grey, J. (2007). Stable Isotopes in Ecology and Environmental Science. *Freshwater Biology*, 54.
- Hobson, K. A., y Welch, H. E. (1992). Determination of trophic relationships within a high Arctic marine food web using  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  analysis. *Marine Ecology Progress Series*, 84, 9-18.
- Houde, E.D. (1987). Fish early life dynamics and recruitment variability. *American Fisheries Society Symposium Series*, 2, 17-29.
- Houde, E.D., (1989). Subtleties and episodes in the early life of fishes. *Journal of Fish Biology*, 35, 29-38.
- Hovenkamp, F. (1992). Growth-dependent mortality of larval plaice *Pleuronectes platessa* in the North Sea. *Marine ecology progress series*. Oldendorf, 82(1), 95-101.
- Hunter, J.R. (1981) Feeding, ecology and predation of marine fish larvae. In: Lasker R (ed) Marine fish larvae: morphology, ecology and relation to fisheries. Washington Sea Grant Program, University of Washington Press, Seattle, WA, 33-77.
- ICCAT, (2008) Report of the 2008 Meeting of the Standing Committee on Research y Statistics (SRCS) Madrid, Spain, October, 2008.
- ICCAT, (2016) Recomendaciones y Resoluciones Adoptadas en la 20ª Reunión extraordinaria de la Comisión. Circular ICCAT #8328/2016.
- Jackson, A. L., Inger, R., Parnell, A. C., y Bearhop, S. (2011). Comparing isotopic niche widths among and within communities: SIBER—Stable Isotope Bayesian Ellipses in R. *Journal of Animal Ecology*, 80(3), 595-602.
- Johnson, D. W., Grorud-Colvert, K., Sponaugle, S., y Semmens, B. X. (2014). Phenotypic variation and selective mortality as major drivers of recruitment variability in fishes. *Ecology letters*, 17(6), 743-755.
- Kling, G. W., Fry, B., y O'Brien, W. J. (1992). Stable isotopes and planktonic trophic structure in arctic lakes. *Ecology*, 73(2), 561-566.
- Laiz-Carrión, R., Quintanilla, J. M., Mercado, J. M., y García, A. (2011). Combined study of daily growth variability and nitrogen–carbon isotopic signature analysis of schooling *Sardina pilchardus* larvae. *Journal of Fish Biology*, 79(4), 896-914.
- Laiz-Carrión, R., Quintanilla, J. M., Torres, A. P., Alemany, F., y García, A. (2013). Hydrographic patterns conditioning variable trophic pathways and early life dynamics of bullet tuna *Auxis rochei* larvae in the Balearic Sea. *Marine Ecology Progress Series*, 475, 203-212.
- Laiz-Carrión, R., Gerard, T., Uriarte, A., Malca, E., Quintanilla, J. M., Muhling, B. A., ... y Garcia, A. (2015). Trophic ecology of Atlantic bluefin tuna (*Thunnus thynnus*) larvae from the Gulf of Mexico and NW Mediterranean spawning grounds: a comparative stable isotope study. *PLoSOne*, 10(7), e0133406.

- Laiz-Carrión, R., Gerard, T., Suca, J. J., Malca, E., Uriarte, A., Quintanilla, J. M., ... y García, A. (2019). Stable isotope analysis indicates resource partitioning and trophic niche overlap in larvae of four tuna species in the Gulf of Mexico. *Marine Ecology Progress Series*, 619, 53-68.
- Lee, C. L. (1998). A Study on the Feasibility of the Aquaculture of the Southern Bluefin Tuna, *Thunnus Maccoyii*, in Australia: Final Report-December 1998. Department of Agriculture Fisheries and Forestry Australia.
- Lesser, J. S., James, W. R., Stallings, C. D., Wilson, R. M., y Nelson, J. A. (2020). Trophic niche size and overlap decreases with increasing ecosystem productivity. *Oikos*, 129(9), 1303-1313.
- Llopiz, J. K., Richardson, D. E., Shiroza, A., Smith, S. L., y Cowen, R. K. (2010). Distinctions in the diets and distributions of larval tunas and the important role of appendicularians. *Limnology and Oceanography*, 55(3), 983-996.
- Llopiz, J. K., Muhling, B. A., y Lamkin, J. T. (2015a). Feeding dynamics of Atlantic bluefin tuna (*Thunnus thynnus*) larvae in the Gulf of Mexico. *Collect. Vol. Sci. Pap. ICCAT*, 71(4), 1710-1715.
- Llopiz, J. K., y Hobday, A. J. (2015b). A global comparative analysis of the feeding dynamics and environmental conditions of larval tunas, mackerels, and billfishes. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 113, 113-124.
- Logan, J., Haas, H., Deegan, L., y Gaines, E. (2006). Turnover rates of nitrogen stable isotopes in the salt marsh mummichog, *Fundulus heteroclitus*, following a laboratory diet switch. *Oecologia*, 147(3), 391-395.
- Logan, J. M., Jardine, T. D., Miller, T. J., Bunn, S. E., Cunjak, R. A., y Lutcavage, M. E. (2008). Lipid corrections in carbon and nitrogen stable isotope analyses: comparison of chemical extraction and modelling methods. *Journal of Animal Ecology*, 77(4), 838-846.
- Lutcavage, M. E., Brill, R. W., Skomal, G. B., Chase, B. C., Goldstein, J. L., y Tutein, J. (2000). Tracking adult North Atlantic bluefin tuna (*Thunnus thynnus*) in the northwestern Atlantic using ultrasonic telemetry. *Marine Biology*, 137(2), 347-358.
- Macías, D., Gómez-Vives, M. J., y De la Serna, J. M. (2005). Some reproductive aspects of bullet tuna (*Auxis rochei*) from the south western Spanish Mediterranean. *Col. Vol. Sci. Pap. ICCAT*, 58(2), 484-495.
- Macías, D., Báez, J. C., Alot, E., Rioja, P., Gómez-Vives, M. J., Ortiz de Urbina, J. M., y Real, R. (2012). Factores de condición del atún rojo prereproductor capturado en el Estrecho de Gibraltar y su correlación con las oscilaciones atmosféricas. *Collective Volume of Scientific Papers, ICCAT*, 68(1), 267-275.
- MacKenzie, B. R., Mosegaard, H., y Rosenberg, A. A. (2009). Impending collapse of bluefin tuna in the northeast Atlantic and Mediterranean. *Conservation Letters*, 2(1), 26-35.
- Malca, E., Quintanilla, J.M., Laiz-Carrión, R., Gerard, T., Lamkin, J., Garcia, A. (2019). Spatial variability in larval growth between two spawning grounds: calibration and analysis. Gulf of Mexico Oil Spill and Ecosystem Science Conference, National Academy of Science, NOAA, GoMRI, New Orleans, LA, USA.

- Malca, E., Quintanilla, J.M., Laiz-Carrión, R., Uriarte, A., ... y García, A. (2020). Spatial comparison of bluefin tuna larval growth rates and their nitrogen isotopic signatures. Poster ME44A-0228, *OceanSciences Meeting*, San Diego, CA, USA.
- Margulies, D. (1993). Assessment of the nutritional condition of larval and early juvenile tuna and Spanish mackerel (Pisces: Scombridae) in the Panama Bight. *Marine Biology*, 115(2), 317-330.
- Medina, A., Abascal, F. J., Megina, C., y García, A. (2002). Stereological assessment of the reproductive status of female Atlantic northern bluefin tuna during migration to Mediterranean spawning grounds through the Strait of Gibraltar. *Journal of Fish Biology*, 60(1), 203-217.
- Meekan, M. G., y Fortier, L. (1996). Selection for fast growth during the larval life of Atlantic cod *Gadus morhua* on the Scotian Shelf. *Marine Ecology Progress Series*, 137, 25-37.
- Miller, T. J., Crowder, L. B., Rice, J. A., y Marschall, E. A. (1988). Larval size and recruitment mechanisms in fishes: toward a conceptual framework. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 45(9), 1657-1670.
- Minagawa, M., y Wada, E. (1984). Stepwise enrichment of  $\delta^{15}\text{N}$  along food chains: further evidence and the relation between  $\delta^{15}\text{N}$  and animal age. *Geochimica et cosmochimica acta*, 48(5), 1135-1140.
- Miyashita, S., Sawada, Y., Okada, T., Murata, O., y Kumai, H. (2001). Morphological development and growth of laboratory-reared larval and juvenile *Thunnus thynnus* (Pisces: Scombridae). *Fishery Bulletin*, 99(4), 601-617.
- Morales-Nin, B. (1987). Ultrastructure of the organic and inorganic constituents of the otoliths of the sea bass. *Age and Growth of Fish*, 331-343.
- Morote, E., Olivar, M. P., Pankhurst, P. M., Villate, F., y Uriarte, I. (2008). Trophic ecology of bullet tuna *Auxis rochei* larvae and ontogeny of feeding-related organs. *Marine Ecology Progress Series*, 353, 243-254.
- Morote, E., Olivar, M. P., Villate, F., y Uriarte, I. (2010). A comparison of anchovy (*Engraulis encrasicolus*) and sardine (*Sardina pilchardus*) larvae feeding in the Northwest Mediterranean: influence of prey availability and ontogeny. *ICES Journal of Marine Science*, 67(5), 897-908.
- Muhling, B. A., Lamkin, J. T., y Roffer, M. A. (2010). Predicting the occurrence of Atlantic bluefin tuna (*Thunnus thynnus*) larvae in the northern Gulf of Mexico: building a classification model from archival data. *Fisheries Oceanography*, 19(6), 526-539.
- Muñoz, P., Macías, D., y Báez, J. C. (2016). Variación interanual de la condición física de la melva (*Auxis rochei*) en migración pre-reproductora y su relación con la oscilación del Atlántico Norte *Collect. Vol. Sci. Pap. ICCAT*, 72(8), 2221-2225.
- Neilson, J. D., y Campana, S. E. (2008). A validated description of age and growth of western Atlantic bluefin tuna (*Thunnus thynnus*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 65, 1523-1527.
- Niiya, Y. (2001). Maturation cycle and batch fecundity of the bullet tuna *Auxis rochei* off Cape Ashizuri, southwestern Japan. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 67(1), 10-16.

- NOAA Species of Concern, National Marine Fisheries Service Atlantic Bluefin Tuna (*Thunnus thynnus*) (2011).
- Ortega García, A. (2016). Cultivo Integral de dos especies de escómbridos: Atún rojo del Atlántico (*Thunnus thynnus*, L. 1758) y Bonito Atlántico (*Sarda sarda*, Bloch 1793). *Proyecto de investigación*: (2016).
- Otterlei, E., Folkvord, A., y Nyhammer, G. (2002). Temperature dependent otolith growth of larval and early juvenile Atlantic cod (*Gadus morhua*). *ICES Journal of Marine Science*, 59(4), 851-860.
- Owens, N. J. P. (1987). Natural variations in <sup>15</sup>N in the marine environment. *Advances in marine biology*, 24, 389-451.
- Pérez-Torres, A., Alemany, F., y Reglero, P. (2009). Environmental variability on the distribution, abundances and growth rates of the larvae of bullet tuna. *ICES CM*.
- Peterson, B. J., y Fry, B. (1987). Stable isotopes in ecosystem studies. *Annual review of ecology and systematics*, 18(1), 293-320.
- Piccinetti, C., Piccinetti-Manfrin, G., y Soro, S. (1996). Larve di Tunnidi in the Mediterranean. *Biol. Mar. Medit*, 3, 303-309.
- Pontual, H., Panfili, J., Wright, P.J., Tradec, H. (2002). *General introduction*. En: Panfili J, Troadec H, de Pontual H, Wright PJ (eds.) *Manual of Schlerochronology in Fishes*. IFREMER-IRD. Brest, France.
- Post, J. R., y Prankevicius, A. B. (1987). Size-selective mortality in young-of-the-year yellow perch (*Perca flavescens*): evidence from otolith microstructure. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 44(11), 1840-1847.
- Post, D. M., Pace, M. L., y Hairston, N. G. (2000). Ecosystem size determines food-chain length in lakes. *Nature*, 405(6790), 1047-1049.
- Post, D. M. (2002). Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions. *Ecology*, 83(3), 703-718
- Postel, E., (1973). *List of the fishes of the north-eastern Atlantic and of the Mediterranean*. Clofnam I. Editors: J.C. Hureau and Th. Monod, Paris. UNESCO.
- Quintanilla, J. M., Laiz-Carrión, R., Uriarte, A., y García, A. (2015). Influence of trophic pathways on daily growth patterns of western Mediterranean anchovy *Engraulis encrasicolus* larvae. *Marine Ecology Progress Series*, 531, 263-275.
- Quintanilla, J. M. (2016). Análisis del crecimiento larvario en anchoa (*Engraulis encrasicolus*) y sardina (*Sardina pilchardus*) del Mediterráneo occidental. Tesis Doctoral, Universidad Complutense de Madrid, 143 pp.
- Quintanilla, J. M., Laiz-Carrión, R., García, A., Quintanilla, L. F., Cortés, D., Gómez-Jakobsen, F., ... y Mercado, J. M. (2020). Early life trophodynamic influence on daily growth patterns of the Alboran Sea sardine (*Sardina pilchardus*) from two distinct nursery habitats (bays of Málaga and Almería) in the western Mediterranean Sea. *Marine Environmental Research*, 162, 105-195.



- Reglero, P., Ciannelli, L., Alvarez-Berastegui, D., Balbín, R., López-Jurado, J. L., y Alemany, F. (2012). Geographically and environmentally driven spawning distributions of tuna species in the western Mediterranean Sea. *Marine Ecology Progress Series*, 463, 273-284.
- Reglero, P., Ortega, A., Blanco, E., Fiksen, T., Viguri, F. J., de la Gándara, F., ... y Folkvord, A. (2014). Size-related differences in growth and survival in piscivorous fish larvae fed different prey types. *Aquaculture*, 433, 94-101.
- Rey, J. C., y Cort, J. L. (1981). Contribution à la connaissance de la migration des Escombridae en Méditerranée Occidentale. *Rapp. PV, Commn. Int. Explor. Scient. Mer Méditerr*, 27, 97-98.
- Rilling, G. C., y Houde, E. D. (1999). Regional and temporal variability in growth and mortality of bay anchovy, *Anchoa mitchilli*, larvae in Chesapeake Bay. *Fish. Bull.*, 97, 555-569.
- Rodríguez, J.M., Alemany, F., y García, A. (2017). *Guide to the eggs and larvae of 100 common Western Mediterranean Sea bony fish species*. S.I.: FAO.
- Rodríguez-Roda, J. (1983). Edad y crecimiento de la melva, *Auxis rochei* (Risso), del Sur de España. *Invest. Pesq.(Barc.)*, 47(3), 397-402.
- Rooker, J. R., Alvarado Bremer, J. R., Block, B. A., Dewar, H., De Metrio, G., Corriero, A., ... y Secor, D. H. (2007). Life history and stock structure of Atlantic bluefin tuna (*Thunnus thynnus*). *Reviews in Fisheries Science*, 15(4), 265-310.
- Sabatés, A., y Recasens, L. (2001). Seasonal distribution and spawning of small tunas (*Auxis rochei* and *Sarda sarda*) in the northwestern Mediterranean. *Scientia Marina*, 65(2), 95-100.
- Sarhan, T., García-Lafuente, J., Vargas, J. M., y Plaza, F. (2000). Upwelling mechanisms in the north western Alboran Sea. *Journal of Marine Systems*, 23, 317-331.
- Sassa, C., y Kawaguchi, K. (2004). Larval feeding habits of *Diaphus garmani* and *Myctophum asperum* (Pisces: Myctophidae) in the transition region of the western North Pacific. *Marine Ecology Progress Series*, 278, 279-290.
- Schaefer, K. M. (2001). Reproductive biology of tunas, Pages 225-270 in Block, B. A. and E. D. Stevens, eds. *Tuna: Physiology, ecology, and evolution*. San Diego, Academic Press.
- Searcy, S. P., y Sponaugle, S. U. (2001). Selective mortality during the larval–juvenile transition in two coral reef fishes. *Ecology*, 82(9), 2452-2470.
- Secor D.H. (1992) Application of otolith microchemistry analysis to investigate anadromy in Chesapeake Bay striped bass *Morone saxatilis*. *Fish. Bull*, 90, 798-806.
- Secor, D. H., Henderson-Arzapalo, A., y Piccoli, P. M. (1995). Can otolith microchemistry chart patterns of migration and habitat utilization in anadromous fishes? *Journal of experimental marine Biology and Ecology*, 192(1), 15-33.
- Shiroza, A., Malca, E., Lamkin, J. T., Gerard, T., Landry, M. R., Stukel, M. R., ... y Swalethorp, R. (2021). Active prey selection in developing larvae of Atlantic bluefin tuna (*Thunnus thynnus*) in spawning grounds of the Gulf of Mexico. *Journal of Plankton Research*.

- Sirois, P., y Dodson, J. J. (2000). Influence of turbidity, food density and parasites on the ingestion and growth of larval rainbow smelt *Osmerus mordax* in an estuarine turbidity maximum. *Marine Ecology Progress Series*, 193, 167-179
- Smit, A.J. (2001). Source Identification in Marine Ecosystems. *Springer Dordrecht*, 219-245.
- Sokal, R. R., y Rohlf, F. J. (1981). Taxonomic congruence in the lepto-domorpha re-examined. *Systematic Zoology*, 30(3), 309-325.
- Sorell, J. M. (2017). Patrones de alimentación y reconstrucción de la dieta de juveniles y adultos de atún rojo (*Thunnus thynnus*, L. 1758) en el Mediterráneo occidental: análisis de contenidos estomacales e isótopos estables. Tesis Doctoral, Universidad de Cádiz, 216 pp.
- Sponaugle, S., Boulay, J. N., y Rankin, T. L. (2011). Growth-and size-selective mortality in pelagic larvae of a common reef fish. *Aquatic Biology*, 13(3), 263-273.
- Stevenson, D.K., y Campana, S.E. (1992) Otolith microstructure examination and analysis. *Publ. Fish Aquat. Sci.* 117.
- Takahashi, M., y Watanabe, Y. (2004). Growth rate-dependent recruitment of Japanese anchovy *Engraulis japonicus* in the Kuroshio-Oyashio transitional waters. *Marine Ecology Progress Series*, 266, 227-238.
- Takahashi, M., Checkley Jr, D. M., Litz, M. N., Brodeur, R. D., y Peterson, W. T. (2012). Responses in growth rate of larval northern anchovy (*Engraulis mordax*) to anomalous upwelling in the northern California Current. *Fisheries Oceanography*, 21(6), 393-404.
- Takasuka, A., Aoki, I., y Mitani, I. (2003). Evidence of growth-selective predation on larval Japanese anchovy *Engraulis japonicus* in Sagami Bay. *Marine Ecology Progress Series*, 252, 223-238.
- Thorrold, S. R., y Hare, J. A. (2002). Otolith applications in reef fish ecology. In *Coral Reef Fishes* (pp. 243-264). Academic Press.
- Tilley, J. D., Butler, C. M., Suárez-Morales, E., Franks, J. S., Hoffmayer, E. R., Gibson, D. P., ... y Blake, E. M. (2016). Feeding ecology of larval Atlantic bluefin tuna, *Thunnus thynnus*, from the central Gulf of Mexico. *Bulletin of Marine Science*, 92(3), 321-334.
- Torres, A. P., Reglero, P., Balbin, R., Urtizberea, A., y Alemany, F. (2011). Coexistence of larvae of tuna species and other fish in the surface mixed layer in the NW Mediterranean. *Journal of plankton research*, 33(12), 1793-1812.
- Uchida, R. N. (1981). Synopsis of biological data on frigate tuna, *Auxis thazard*, and bullet tuna, *Auxis rochei*. NOAA technical report NMFS circular 436. *FAO Fisheries Synopses (FAO). no. 124*.
- Uriarte, A., García, A., Ortega, A., de la Gándara, F., Quintanilla, J., y Laiz-Carrión, R. (2016a). Isotopic discrimination factors and nitrogen turnover rates in reared Atlantic bluefin tuna larvae (*Thunnus thynnus*): effects of maternal transmission. *Scientia Marina*, 80(4), 447-456.
- Uriarte, A., Laiz-Carrión, R., Llopiz, J., Quintanilla, J. M., Alemany, F., y García, A. (2016b). Trophic position of Mediterranean bluefin tuna larvae estimated by different stable isotope analysis. In *Book of abstracts) XIX Iberian Symposium on Marine Biology Studies, Porto (Portugal)* (pp. 5-9).

- Uriarte, A. (2018). Ecología trófica de estadios larvarios del atún rojo (*Thunnus Thynnus*. L, 1758). Tesis Doctoral, Universidad de Cádiz, 214 pp.
- Uriarte, A., Johnstone, C., Laiz-Carrión, R., García, A., Llopiz, J. K., Shiroza, A., ... y Alemany, F. (2019). Evidence of density-dependent cannibalism in the diet of wild Atlantic bluefin tuna larvae (*Thunnus thynnus*) of the Balearic Sea (NW-Mediterranean). *Fisheries Research*, 212, 63-71.
- Vander Zanden, M. J., y Rasmussen, J. B. (1999). Primary consumer  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  and the trophic position of aquatic consumers. *Ecology*, 1395-1404.
- Vander Zanden, M. J., Shuter, B. J., Lester, N. P., y Rasmussen, J. B. (2000). Within-and among-population variation in the trophic position of a pelagic predator, lake trout (*Salvelinus namaycush*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 57(4), 725-731.
- Varela, J. L., Larrañaga, A., y Medina, A. (2011). Prey-muscle carbon and nitrogen stable-isotope discrimination factors in Atlantic bluefin tuna (*Thunnus thynnus*). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 406(1-2), 21-28.
- Victor, B. C. (1991). Settlement strategies and biogeography of reef fishes. *The ecology of fishes on coral reefs*, 231-260.
- West, C. J., y Larkin, P. A. (1987). Evidence for size-selective mortality of juvenile sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) in Babine Lake, British Columbia. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 44(4), 712-721.
- Wilson, D. T., y Meekan, M. G. (2002). Growth-related advantages for survival to the point of replenishment in the coral reef fish *Stegastes partitus* (Pomacentridae). *Marine Ecology Progress Series*, 231, 247-260.
- Wilson, S. G., Lutcavage, M. E., Brill, R. W., Genovese, M. P., Cooper, A. B., y Everly, A. W. (2005). Movements of bluefin tuna (*Thunnus thynnus*) in the northwestern Atlantic Ocean recorded by pop-up satellite archival tags. *Marine biology*, 146(2), 409-423.
- Wright, P. J., Panfili, J., Morales-Nin, B., Geffen, A. J. (2002). *Otoliths: Description and function*. Manual of Schlerochronology in Fishes. IFREMER-IRD. Brest, France.
- Yúfera, M., Ortiz-Delgado, J. B., Hoffman, T., Siguero, I., Urup, B., y Sarasquete, C. (2014). Organogenesis of digestive system, visual system and other structures in Atlantic bluefin tuna (*Thunnus thynnus*) larvae reared with copepods in mesocosm system. *Aquaculture*, 426, 126-137.
- Zanden, M. J. V., y Rasmussen, J. B. (2001). Variation in  $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$  trophic fractionation: implications for aquatic food web studies. *Limnology and oceanography*, 46(8), 2061-2066.

## 8. ANEXO

**Anexo-Tabla 1.** Valores mínimos, máximos y promedios  $\pm$ SD de la talla, el peso y los contenidos de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  de ABFT y BT.

		ABFT	BT
Talla (mm)	Mínimo	5,62	4,95
	Máximo	10,55	10,93
	Media $\pm$ SD	7,56 $\pm$ 1,19	7,97 $\pm$ 1,46
Peso (mg)	Mínimo	0,19	0,27
	Máximo	4,35	4,44
	Media $\pm$ SD	1,22 $\pm$ 0,77	1,59 $\pm$ 1,06
$\delta^{13}\text{C}$ (%)	Mínimo	-19,65	-20,67
	Máximo	-19,06	-19,43
	Media $\pm$ SD	-19,20 $\pm$ 0,20	-19,79 $\pm$ 0,44
$\delta^{15}\text{N}$ (%)	Mínimo	2,84	3,46
	Máximo	5,38	6,91
	Media $\pm$ SD	4,08 $\pm$ 0,56	5,26 $\pm$ 0,62

**Anexo-Tabla 2.** Valores de TP (Media  $\pm$ SD) de BT y ABFT.

Especie	TP
BT	3,18 $\pm$ 0,15
ABFT	2,53 $\pm$ 0,11

**Anexo-Tabla 3.** Valores de TP (Media  $\pm$ SD) de los grupos.

Grupos	TP
BT	3,13 $\pm$ 0,29
ABFT	2,36 $\pm$ 0,18
BT+ABFT	3,16 $\pm$ 0,24
ABFT+BT	2,72 $\pm$ 0,18